

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ**

ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ ПОПУЛЯЦИЙ ПТИЦ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА, ТОМ 247
Выпускаются с 1932 года

ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ ПОПУЛЯЦИЙ ПТИЦ

Под редакцией
В. А. Паевского

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
1992

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
VOL. 247

PROBLEMS OF BIRDS' POPULATION ECOLOGY

Edited by V. A. Payevsky

Главный редактор
директор Зоологического института РАН
О. А. СКАРЛАТО

Редакционная коллегия
Я. И. Старобогатов (редактор серии), *Ю. С. Балашов*, *Л. Я. Боркин*,
И. С. Даревский, *В. А. Заславский*, *И. М. Кержнер*, *М. Г. Петрушевская*,
В. А. Тряпицын, *И. М. Фокин*, *В. В. Хлебович* (зам. редактора), *С. Я. Цалолихин*

Рецензенты:
Т. А. Рымкевич, *Л. В. Соколов*

На обложке — голова рябинника (*Turdus pilaris*), рисунок В. А. Паевского

ПАМЯТИ ЛЬВА ОСИПОВИЧА БЕЛОПОЛЬСКОГО



5 ноября 1990 г. на 84-м году жизни скончался один из известнейших орнитологов России, ученый с мировым именем, профессор Лев Осипович Белопольский. Многогранная кипучая жизнь Л. О. Белопольского являет пример удивительного сочетания страстного служения науке с самоотверженной организаторской деятельностью: это и участие в легендарных морских походах на «Сибирякове» и «Челюскине», и организация заповедника, и возрождение биостанции, и становление кафедры зоологии.

Л. О. Белопольский родился 21 июня 1907 г. в Санкт-Петербурге в семье редактора издательства. В 1930 г. он закончил биологический факультет МГУ и стал сотрудником ТИНРО. В 1930—1931 гг. Л. О. Белопольский исследует распространение и численность морских и пушных зверей Чукотско-Анадырского края, проехав за одну зиму более 4.5 тыс. км на собачьих упряжках и проникнув в самые труднодоступные места. Эти исследования легли в основу кандидатской диссертации, защищенной в 1938 г.

Весьма значительная часть жизни, наполненная особым драматизмом событий, связана у Льва Осиповича с северными морями. В 1932 г. он становится сотрудником Института Арктики и входит в состав экспедиции на ледоколе «Сибиряков», который впервые за историю мореплавания преодолел Северный морской путь из Архангельска во Владивосток за одну навигацию. В 1933—1934 гг. на судне «Челюскин» Лев Осипович пережил вместе с участниками экспедиции под руководством О. Ю. Шмидта знаменитую ледовую

эпопею. За эти героические походы Лев Осипович был награжден двумя орденами.

В 1935 г. Л. О. Белопольский возглавил экспедицию Ленинградского университета на Мурманское побережье и о. Харлов, результатом которой была разработка проекта заповедника «Семь Островов». Заповедник был организован в 1938 г., и директором его стал Л. О. Белопольский. Во время войны поредевший штат заповедника продолжал свою деятельность, хотя его территория оказалась в зоне боевых действий. В 1942 г. Мурманские власти поручают Л. О. Белопольскому организацию экспедиции на птичий базар Новой Земли для сбора яиц кайры в целях доставки их в военные госпитали Северного флота. Операцию эту удалось успешно завершить, несмотря на постоянный огневой контроль территории немецкими судами и самолетами. Впоследствии, после войны, по инициативе Льва Осиповича были созданы филиалы заповедника «Семь Островов» на западном побережье южного острова Новой Земли, а также на Айновых островах (в 1951 г. «Семь Островов» и Айновы острова вошли в состав Кандалакшского заповедника).

С октября 1943 г. до начала 1946 г. Л. О. Белопольский работал в Южно-Уссурийском (Приморском) крае, в Судзухинском (Лазовском) заповеднике, где изучал орнитофауну и собирал коллекцию птиц, переданную в Зоологический музей МГУ. Среди них наибольший интерес представляет добытый им китайский дронго — новые для фауны СССР семейство, род и вид тропических птиц. После регулярных обследований хребта Сихотэ-Алинь Л. О. Белопольский добивается увеличения территории заповедника.

В 1948 г. Л. О. Белопольский поступает в докторантуру Зоологического института АН СССР, а с 1951 г. начинает работать на Мурманской биологической станции «Дальние Зеленцы». В марте 1952 г. после ареста и расстрела брата, осужденного по сфабрикованному так называемому «Ленинградскому делу» Л. О. Белопольский был подвергнут репрессиям — арестован и выслан на 5 лет в Новосибирскую область. Находясь в ссылке, Лев Осипович не оставляет занятий орнитологией и по мере возможности (он работал печником) собирает коллекцию тушек птиц. В 1953 г. был полностью реабилитирован и смог вернуться в Ленинград. С 1954 по 1956 гг. Л. О. Белопольский работает старшим научным сотрудником Института биологии Карельского филиала АН и заканчивает работу над докторской диссертацией.

Организация новых заповедников на Мурмане и в Кандалакшском заливе позволила зоологам резко интенсифицировать исследования, над многими из которых Л. О. Белопольский осуществлял научное руководство. Собственные его научные интересы уже в те годы концентрировались в области экологии морских птиц, чему и была посвящена его докторская диссертация «Экология морских колониальных птиц Баренцева моря», успешно защищен-

ная в Ленинграде в 1955 г. Опубликованная в 1957 г., эта работа явилась крупным орнитологическим обобщением, послужившим отправной точкой для многочисленных дальнейших исследований. В 1961 г. эта книга была переведена на английский язык и по сей время широко цитируется во всем мире.

В 1956 г. наступает новый период жизни Л. О. Белопольского. По решению Президиума Академии наук СССР на Куршской косе в пос. Рыбачий (Калининградская область) на месте бывшей немецкой орнитологической станции «Vogelwarte Rossitten» организуется Орнитологическая станция Зоологического института АН СССР (впоследствии переименованная в биологическую в связи с широким спектром проводимых работ специалистами разного профиля). Директором станции назначается Л. О. Белопольский. Можно без преувеличения сказать, что только благодаря колоссальной энергии Льва Осиповича, его безграничной вере в успех начатого дела, биостанция получила все необходимое для своего становления и развития: кадры, финансы, просторное здание, транспорт. Куршская коса по обилию птиц во время перелета занимает одно из первых мест в Европе. Перед биостанцией сразу же встала задача наладить поимку и кольцевание птиц. Под руководством Л. О. Белопольского сотрудниками станции была сконструирована и в 1957 г. поставлена уникальная «рыбачинская» ловушка для отлова птиц, летящих естественным миграционным полетом (идея такой ловушки принадлежит Я. Я. Якшису). Возможности этих ловушек превзошли все ожидания: при оптимальных условиях отлова одной ловушкой можно поймать несколько тысяч птиц за один день. В первые же годы работы биостанции количество окольцованных птиц некоторых видов воробьиных в несколько раз превысило соответствующее количество птиц, помеченных по всему СССР за 30 лет. Сейчас такие ловушки широко используются во многих местах и странах. Благодаря энергичным усилиям Льва Осиповича в 12 км южнее пос. Рыбачий был основан полевой стационар «Фрингилла», на котором в 1957—1958 гг. и были размещены ловушки, ежегодно действующие до сих пор.

С приходом на биологическую станцию В. Р. Дольника были широко развернуты количественные исследования на живых птицах, горячо поддержанные Л. О. Белопольским. Прижизненное обследование мигрантов, физиологические показатели перелетных птиц, биоэнергетика птиц, их ориентация и навигация — все эти исследования, наряду с результатами массового кольцевания, вскоре сделали биологическую станцию в Рыбачьем широко известной в орнитологических учреждениях мира.

В 1967 г. Л. О. Белопольского приглашают организовать и возглавить кафедру зоологии Калининградского университета, возникшего на базе пединститута. Начинается разносторонняя университетская жизнь: чтение курсов зоологии позвоночных, сравнительной анатомии и орнитологии, работа со студентами и регулярные выезды с ними на Куршскую косу. Работа на севере и

изучение морских птиц оставили глубокий след в жизни Льва Осиповича. Многие студенты посылаются им на практику в Канда-лакшский заповедник, другие же — в Атлантику на экспедиционных судах АтлантНИРО. Птицы, привозимые из Атлантики и Антарктики, вместе с тушками, сделанными Львом Осиповичем на Куршской косе, составили основу орнитологической коллекции Калининградского университета. Часть тушек морских птиц переданы Белопольским в Ленинград, в Зоологический институт АН СССР.

Новые исследования Л. О. Белопольского по распространению и экологии морских птиц завершаются написанием книги (совместно с В. П. Шунтовым) «Птицы морей и океанов» (1980 г.). Однако на этом интерес к морским птицам у Льва Осиповича не ослабевает. В печати появляются все новые публикации Л. О. Белопольского, и, уже будучи на пенсии, он продолжает работать, регулярно появляясь в Зоологическом институте. Последней законченной рукописью, но не увидевшей свет, была книга «Птицы Антарктики», над которой Лев Осипович работал до последнего дня жизни. Всего же в научном наследии Л. О. Белопольского 114 опубликованных работ.

За заслуги в деле охраны природы, за организацию и расширение территории заповедников, за возрождение орнитологической станции на Куршской косе Лев Осипович был удостоен в 1986 г. международной премии «Europa-Preise für Landespflеge».

Замечательной особенностью Льва Осиповича как научного руководителя было особое чутье на специалистов, безошибочное видение человека, его потенциальных возможностей. Перспективным, с его точки зрения, молодым сотрудникам он предоставлял все материалы, полную свободу действий, и в дальнейшем вся работа с ними строилась на коллегиальной основе и полном доверии. За долгую творческую жизнь Л. О. Белопольский воспитал не одно поколение специалистов. Его ученики работают в разных местах страны. Все они хранят в сердцах чувство искренней благодарности своему наставнику. Лев Осипович Белопольский навсегда останется для нас не просто директором и профессором, а энергичным старшим другом, неизменно поднимавшим наш дух своим оптимизмом, страстностью в решении всех вопросов в науке и во всех жизненных ситуациях.

В. А. Паевский

УДК 591.543.43:598.841

А. В. Бардин, М. Ю. Марковец, Д. В. Михайлов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ПЕРЕМЕЩЕНИЯ БОЛОТНЫХ ГАИЧЕК (*PARUS PALUSTRIS*) НА КУРШСКОЙ КОСЕ ПО ДАННЫМ МНОГОЛЕТНИХ ОТЛОВОВ РЫБАЧИНСКИМИ ЛОВУШКАМИ

Анализ сезонной динамики перемещений болотных гаичек на Куршской косе провели по данным отловов стационарными ловушками в 1957—1989 гг. Наиболее интенсивно эти синицы отлавливаются в 3-й декаде июня и первых двух декадах июля. Контингент подвижных особей представлен расселяющимися после распада выводков молодыми птицами, причем в основном они активно перемещаются лишь в течение второго месяца жизни. Дисперсия молодых приурочена к определенному возрасту (около 40 сут) и совершается в сжатые индивидуальные сроки (порядка 10 сут). После окончания дисперсии молодые птицы переходят к оседлому образу жизни. В 3-й декаде сентября отмечен второй, гораздо менее выраженный пик отловов некольцованных молодых гаичек, что, возможно, свидетельствует о существовании осенних перемещений у небольшой части особей.

Болотную гаичку (*Parus palustris*) считают строго оседлым видом (Steinfatt, 1938; Löhrl, 1950; Morley, 1950, 1953; Southern, Morley, 1950; Gibb, 1954, 1956; Anven, 1961; Вилкс, 1966; Панов, 1965, 1971, 1973; Ludescher, 1973; Бардин, 1975в). Взрослые гаички образуют постоянные пары и проводят жизнь в пределах постоянных территорий. Убыль членов территориальных пар в результате естественной смертности компенсируется за счет резерва молодых нетерриториальных особей. Для последних образование пар с овдовевшими старыми птицами является одним из основных путей достижения ранга территориальных. Замена погибших территориальных птиц может происходить в течение всего года. При этом вновь образующиеся пары продолжают жить на территориях овдовевших владельцев. Преемственность участков обитания обуславливает консерватизм пространственной структуры населения. Расположение территорий пар болотных гаичек остается практически неизменным из года в год (Morley, 1950; Southern, Morley, 1950; Бардин, 1975в; Nilsson, 1989).

По сравнению со взрослыми молодые гаички гораздо более подвижны. После распада выводков они всегда покидают территории родителей и расселяются (Бардин, 1975в; Nilsson, Smith,

1985, 1988; Nilsson, 1989). Обычно изучение сроков, продолжительности, направленности и дальности дисперсии основано на наблюдениях за исчезновением молодых с мест рождения, появлением на их месте новых, неокольцованных птиц и главным образом на тщательном сборе сведений о повторных встречах и поимках особей, окольцованных птенцами. Такого рода факты дают богатый материал для анализа дисперсии как **результата** расселения, но не позволяют в должной мере описать сам **процесс** расселения. Для изучения дисперсии как процесса необходимы наблюдения за движением расселяющихся птиц. Обычно такие перемещения регистрировать трудно, однако в особых условиях они хорошо заметны. Так, расселяющиеся особи могут быть встречены в нехарактерных для вида станциях. Они концентрируются вдоль направляющих линий (берега крупных водоемов, лесные полосы в открытой местности и т. п.); где можно непосредственно наблюдать их передвижение. Хорошую возможность регистрации перемещений расселяющихся птиц дает использование постоянно действующих ловушек, адаптированных по конструкции и расположению на местности к отлову пролетных птиц. Наиболее удобны для этой цели большие рыбачинские ловушки, сконструированные Я. Я. Якшисом на биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН. В настоящей работе мы анализируем сезонную динамику перемещений болотных гаичек на Куршской косе по материалам 30-летней работы биостанции по отлову и кольцеванию птиц.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Куршская коса, отделяющая мелководный Куршский залив от Балтийского моря, имеет длину 97 км и ширину от 0.4 до 3.8 км. Лес тянется полосой преимущественно по центральной части косы, поэтому перемещения дендрофильных птиц происходят в основном вдоль нее. Это обстоятельство облегчает отлов и наблюдение расселяющихся синиц.

Леса на Куршской косе представлены преимущественно сосновыми посадками разного возраста (главным образом *Pinus silvestris*, реже *P. nigra*, *P. montana*) на песчаных дюнах. В междюнных понижениях естественным путем формируются участки березняков (*Betula pendula*, реже *B. pubescens*) с примесью осины (*Populus tremula*) и рябины (*Sorbus aucuparia*), в заболоченных местах — черноольшаники (*Alnus glutinosa*) с примесью березы, осины, реже ясеня (*Fraxinus excelsior*). Встречается ель (*Picea abies*, *P. canadensis*), образуя в некоторых местах почти чистые насаждения. В окрестностях пос. Рыбачий сохранились фрагменты широколиственного леса из дуба (*Quercus robur*), граба (*Carpinus betulus*), липы (*Tilia cordata*).

Болотные гаички населяют на косе лиственные и смешанные леса, образуя мозаичные поселения. Плотность гнездящихся пар в предпочитаемых биотопах составляет 10—12 пар/км² (Марковец, 1991).

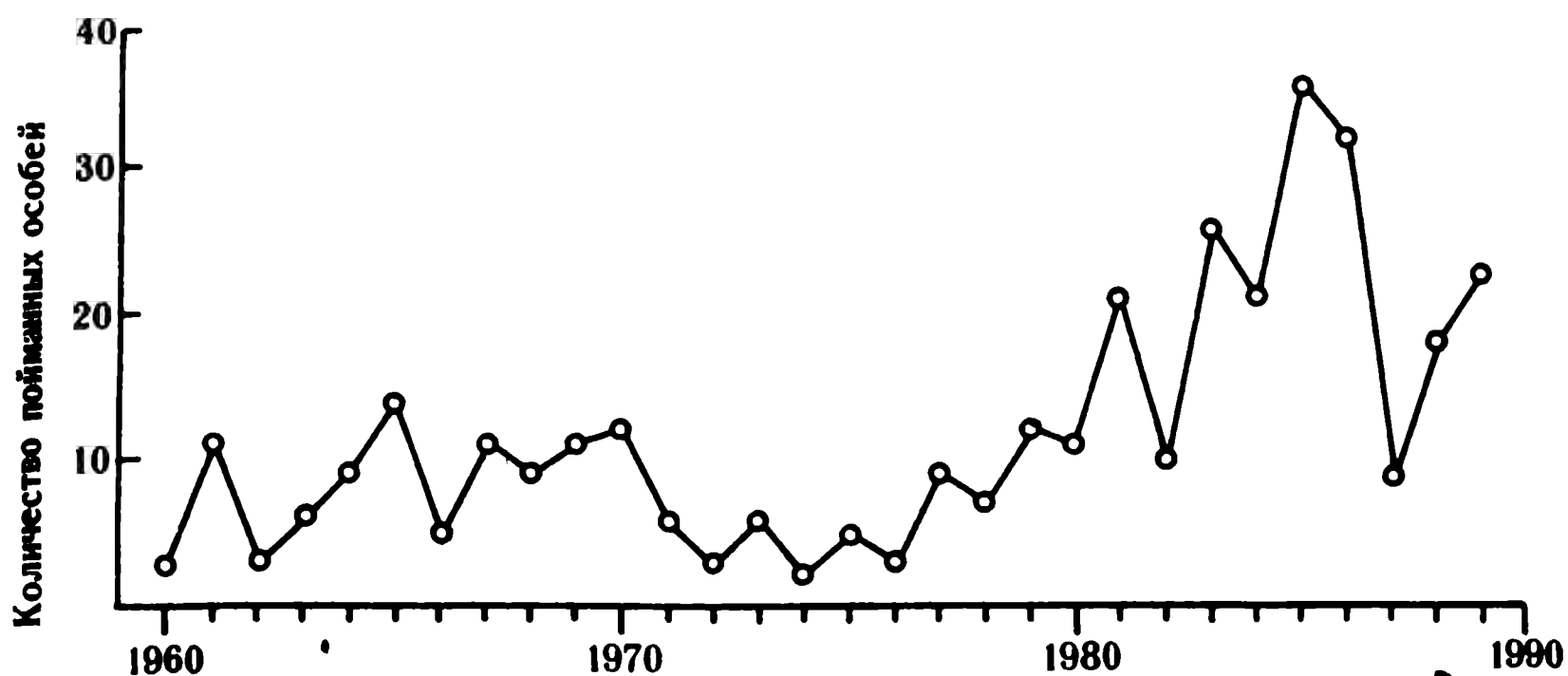


Рис. 1. Динамика ежегодных отловов болотных гаичек
The dynamics of annual totals of trapped Marsh Tits

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отлов и кольцевание птиц на стационаре «Фрингилла» на Куршской косе (Калининградская обл.) ведется с 1957 г. Для этой цели используют стационарные рыбацкие ловушки (их описание см.: Эрик, 1967; Дольник, Паевский, 1976). Ежегодно ловушки круглосуточно работают с конца марта — начала апреля до конца октября — начала ноября. В светлую часть суток выемка пойманных птиц производится каждый час. С 1960 по 1984 гг. действовали 3 ловушки, в 1977 г. к ним прибавились еще 2, действующие по настоящее время. Первоначально ловушки были установлены на участке дюн, где закрепление песков только начиналось. Теперь стационар расположен в 35-летнем сосновом лесу. По мере роста деревьев отлов ловушками дендрофильных птиц, в том числе болотных гаичек, увеличивался (рис. 1). Всего по 1989 г. включительно в ловушки поймали 272 болотные гаички и получили 118 повторных сведений о 79 особях.

Сезонную динамику отловов рассматривали по декадам. Деление года на декады — стандартное. С 1 апреля начинается 10-я декада.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Суммарная за все годы сезонная динамика отловов (включая повторные) болотных гаичек представлена на рис. 2. Эмпирическое частотное распределение отловов по декадам значительно отличается от теоретического, построенного в предположении, что гаички ловятся с одинаковой частотой с апреля по октябрь (критерий Колмогорова-Смирнова: $n=389$; $\lambda^2=19.01$; $P<0.001$). При попарном сравнении наблюдаемых частот с ожидаемыми при равномерном распределении (критерий χ^2 -квадрат для случая с одной выборкой с поправкой Йейтса на непрерывность, $P<0.05$), выявлены следующие периоды, когда частота отловов значительно отличается от общей средней (18.5 особей в декаду). С 1 апреля по 30 мая и с 8 по 17 октября гаички ловились значительно реже, а с 20 июня по 19 июля — значительно чаще (см. рис. 2). На последний период приходится

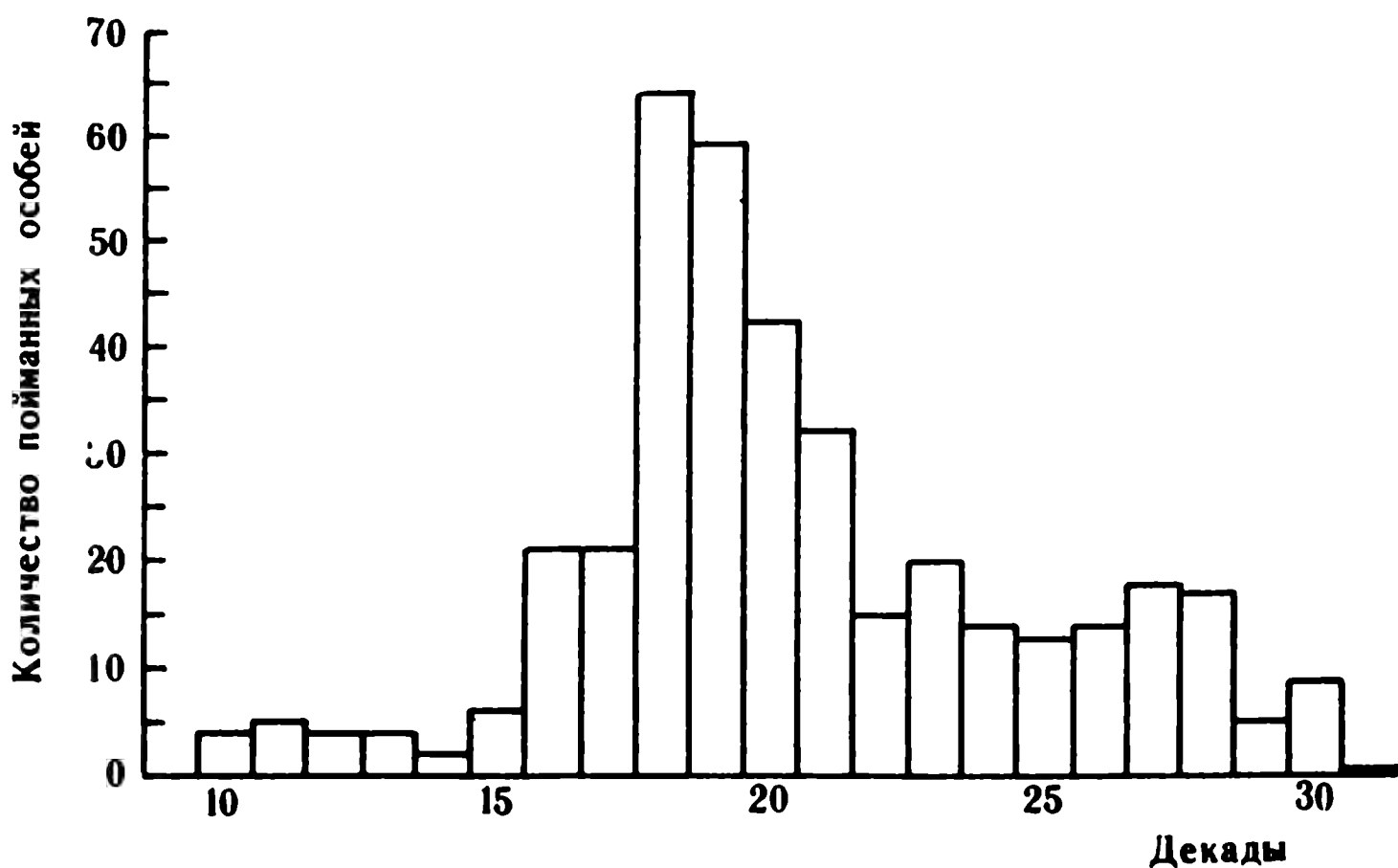


Рис. 2. Сезонное распределение отловов болотных гайчек
Seasonal distribution of ten-day totals of trapped Marsh Tits

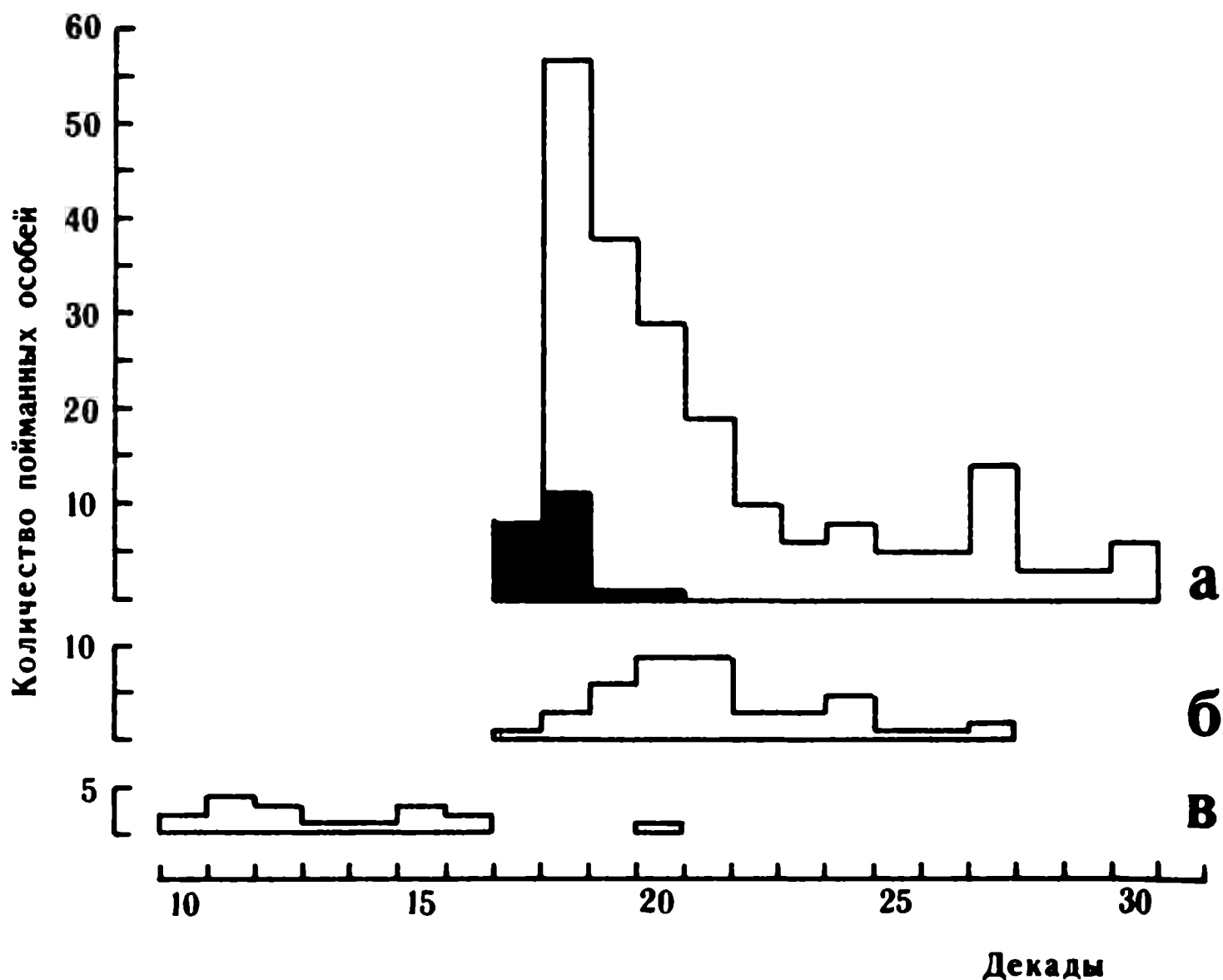


Рис. 3. Сезонное распределение отловов молодых и взрослых особей:
а — молодые (черные столбцы — особи, окольцованные птенцами на гнездах), б — повторные отловы молодых, окольцованных в ловушке, в — неокольцованные взрослые

Seasonal distribution of number of trapped immatures and adults:
immatures (filled columns — recaptures of individuals ringed at nests), б — recaptures of immatures ringed in trap, в — unringed adults

42% всех отловов, на модальную декаду с 20 по 29 июня — 16%. Только в этот период гаичек отлавливали ежегодно.

Дальнейший анализ мы провели по данным за последние 10 лет (1980—1989). Этот выбор связан как с резким увеличением отловов гаичек по мере роста леса на стационаре (см. рис. 1), так и с более пристальным изучением синиц на биостанции с начала 1980-х гг., когда начали регулярно кольцевать этих птиц на гнездах и кормушках.

На рис. 3 представлено сезонное распределение первичных отловов отдельно для молодых и взрослых особей. Среди пойманных 228 неокольцованных гаичек большинство составляли молодые особи (93%). Неокольцованные взрослые ловились лишь в апреле-мае (одна в июне) и далеко не каждый год. Среди первогодков в первичных отловах преобладали птицы в ювенильном оперении (72%).

По данным наших исследований на Куршской косе болотные гаички начинают откладку яиц с 3-й декады апреля. Птенцы начинают вылупляться с 1-й декады мая. В 13-ю декаду вылупление произошло в 2 из находившихся под наблюдением гнезд, в 14-ю — в 20, в 15-ю — в 17 и в 16-ю — в 1 гнезде ($n=40$). Вылет птенцов из гнезд начинается в последних числах мая. В 15-ю декаду птенцы вылетели из 7 гнезд, в 16-ю — из 22 и в 17-ю — из 8 гнезд. Судя по встречам выводков, в некоторых поздних гнездах вылет может происходить в 18-ю и даже в начале 19-й декады. Пик вылупления приходится на 2-ю декаду мая, вылета птенцов — на 1-ю декаду июня.

Молодые гаички начинают попадаться в ловушки с 17-й декады (10—19 июня). С 17 по 30 декады частотное распределение отловов значительно отличается от равномерного (критерий Колмогорова-Смирнова: $n=211$; $\lambda^2=27.37$; $P<0.001$). От общего среднего (15.1 особи в декаду) значительно отличаются следующие периоды (критерий хи-квадрат, $P<0.05$): с 20 июня по 9 июля неокольцованные молодые гаички ловились значительно чаще (за это время поймали 45% особей), а с 29 августа по 17 сентября и с 28 сентября по 17 октября — значительно реже (см. рис. 3). Пик отловов приходится на 3-ю декаду июня. В это время поймали 27% молодых особей, все из которых были в ювенильном пере. Мода вылупления и мода попадаемости в ловушку разделены интервалом в 40 сут.

Результаты попарного сравнения частот первичных отловов молодых гаичек между рассматриваемыми декадами (с 17-й по 30-ю) представлены на рис. 4. Резкий подъем частоты отловов в 18—20 декады высокосignificant. Осенью, с 18 по 27 сентября, наблюдается второй небольшой пик на фоне низкой попадаемости в ловушки в 25—26 и 28—29 декады, однако на основании имеющегося материала о существовании осеннего пика нужно говорить с осторожностью.

На рис. 3 показано также распределение по декадам отловов молодых птиц, окольцованных птенцами на гнездах ($n=21$). Как

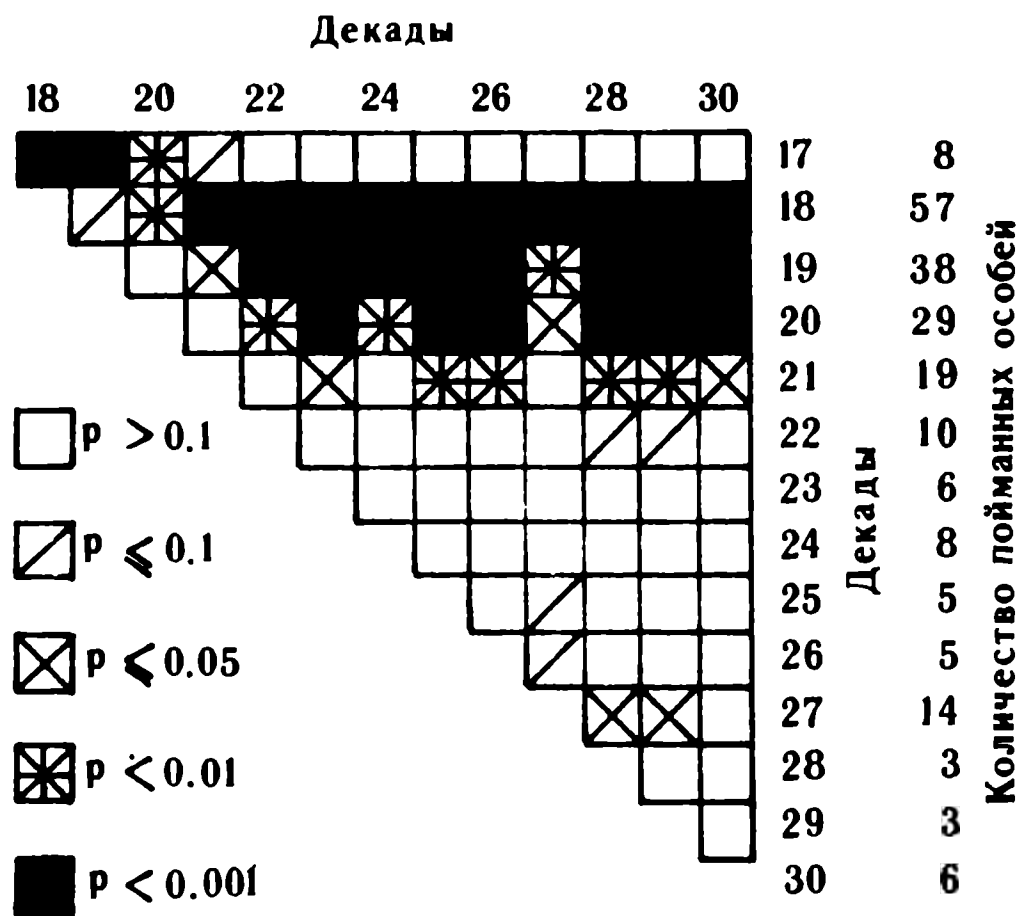


Рис. 4. Сравнение количества пойманных молодых между декадами (критерий точной вероятности Фишера)

Comparison of number of trapped immatures between ten-day periods (Fisher's exact test)

и в общей выборке, пик отловов приходится на 18-ю декаду.

У 13 отловленных молодых точно известен возраст. В момент попадания в ловушку во время перемещений им было от 30 до 56 сут, медиана 37 сут, 95% непараметрический доверительный интервал медианы 30—39 сут. Если одновременно попавшихся птенцов из одного выводка считать как одну варианту выборки, медиана составит 39 сут, квартильное отклонение 3.5 сут.

Что касается оценки дальности дисперсии молодых гаичек местной популяции, то ловушечные данные дают материал двойного рода. Во-первых, часть особей, окольцованных птенцами, попадают в ловушки во время перемещений после распада выводков. Расстояние между гнездами и ловушкой варьировало от 0.5 до 10 км и в среднем составило (2.2 ± 0.6) км ($n=16$). Во-вторых, часть расселяющихся птиц, попавших в ловушки, впоследствии обнаруживаются осевшими на обследуемой территории косы длиной в 20 км. Расстояние от ловушки до места поселения варьировало от 0.5 до 6 км и в среднем составило (1.9 ± 0.5) км ($n=9$).

Начиная с 17-й декады в ловушки начинают повторно попадаться уже окольцованные здесь молодые особи. Пик повторных отловов несколько смещен относительно пика первичных отловов и приходится на две последние декады июля (см. рис. 3). В этот период у осевших молодых наблюдается повышенная двигательная активность, связанная с выбором территории первоначального поселения и образованием фратрий. В повторных отловах преобладают особи, окольцованные в начале периода дисперсии. Из 14 гаичек, окольцованных во время осенних перемещений, впо-

следствии мы не встретили ни одной в пределах обследуемой территории.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонная и межгодовая динамика перемещений 6 видов синиц на Куршской косе по данным отловов рыбачинскими ловушками в 1957—1966 гг. описана в специальной работе Одинцовой (1975). В ней обращается внимание на тот факт, что в отличие от большой синицы (*Parus major*), лазоревки (*P. caeruleus*) и московки (*P. ater*), у болотной гаички хорошо выражены только летние «кочевки», а весенние и осенние передвижения незначительны. Материал гораздо большего объема, собранный сотрудниками биостанции в последующие годы, выявляет в принципе ту же картину. Большинство отловов гаичек приходится на летний период, а именно на 3-ю декаду июня и первые две декады июля. Чаще всего они попадают в ловушки в конце июня. Именно в это время данный вид присутствует в отловах ежегодно.

Данные многолетних наблюдений в Псковской области (окрестности г. Печоры) соответствуют обсуждаемым результатам. На передвижения болотных гаичек нельзя не обратить внимания именно в 3-й декаде июня, когда движущиеся в одиночку молодые особи появляются в несвойственных виду стациях, перелетают обширные безлесные пространства и водоемы. Осенью и весной столь выраженные перемещения у этого вида не наблюдаются (Бардин, 1975в). Следует отметить, однако, что в Приморье ранневесенние передвижения болотных гаичек носят иногда характер настоящего пролета (Панов, 1973).

Характерно, что все отловленные стационарными ловушками болотные гаички — это в подавляющем большинстве молодые птицы (93%). Из них 72% особей были в ювенильном пере. В 3-й декаде июня (модальной по количеству отловов) у всех пойманных гаичек постювенильная линька либо еще не началась, либо была на самых ранних стадиях.

Изредка попадающиеся в ловушки весной некольцованные взрослые (судя по повторным отловам части из них) — это, скорее всего, оседлые размножающиеся годовалые птицы, занявшие территории в окрестностях ловушек после ранневесенних перемещений в поисках территориальных вакансий и поэтому не окольцованные в предшествующий летне-осенний сезон (см. ниже).

Таким образом, данные отловов в стационарные ловушки однозначно свидетельствуют о том, что контингент подвижных особей у болотной гаички представлен молодыми птицами, причем в основном они активно перемещаются лишь в течение второго месяца жизни. Период интенсивных передвижений четко приурочен к определенному периоду годового цикла. При этом гаички ловятся в узком возрастном интервале: квартильное отклонение возраста составляет всего 3.5 сут. Все эти факты указывают на то, что мы

имеем дело с расселением молодых птиц, а также, что это расселение приурочено к определенному возрасту (около 40 сут) и происходит в течение непродолжительного времени (порядка 10 сут). На территориях первоначального поселения молодые гаички начинают оседать уже с середины июня.

Описанная картина хорошо соответствует представлениям, сложившимся при наблюдениях за поведением индивидуально маркированных особей. У видов синиц с круглогодичной территориальностью — пухляка (*Parus montanus*), американского пухляка (*P. atricapillus*), хохлатой синицы (*P. cristatus*), болотной гаички — птенцы после вылета из гнезда некоторое время продолжают держаться выводком на территории родителей. Последние продолжают кормить птенцов до 10 и более суток. Период жизни выводком длится у молодых пухляков 15—20 сут (Бардин, 1975б), у американских пухляков около 20 сут (Holleback, 1974; Weise, Meyer, 1979), у болотных гаичек 11—15 сут (Nilsson, Smith, 1985). Выводки хохлатых синиц сохраняются заметно дольше — до 36 сут (Бардин, 1975б). Затем выводки быстро распадаются, и молодые птицы покидают территории родителей. Это событие описывают либо как внезапный и быстрый, за редкими исключениями, разлет молодых (Weise, Meyer, 1979), либо как исчезновение молодых птиц поодиночке в течение нескольких дней (Бардин, 1975б; Nilsson, Smith, 1985, 1988; Nilsson, 1989). Наблюдения за перемещением расселяющихся птиц показывают, что они движутся в одиночку и в разных направлениях (Бардин, 1975б; Weise, Meyer, 1979). На примере болотной гаички показано, что фаза расселения продолжается недолго, и в течение 10 сут после распада выводков около 75% молодых уже оседают на территориях, где они проведут осень и зиму, а, возможно, и всю жизнь (Nilsson, Smith, 1988).

О дальности дисперсии по данным большинства исследований судить трудно, поскольку поиск осевших особей проводят, естественно, лишь в пределах обследуемых территорий. По нашим данным дальность дисперсии в некоторых случаях может превышать 10 км. В среднем путь расселяющейся особи от родного гнезда до ловушки, а также от ловушки до места поселения должен оценивать половину среднего значения дальности дисперсии. В нашем случае последняя величина составит около 4 км. У болотной гаички в южной Швеции максимальная зарегистрированная дальность дисперсии была 7.3 км (Nilsson, 1989). Из 15860 окольцованных в Англии гаичек разного возраста возврат колец получен от 108 особей. Из них далее 5 км от места кольцевания обнаружены 15%, при этом максимальная дальность перемещений составила 55 км (Sellers, 1984). Большая часть молодых оседает в пределах 3 км от места рождения. Показано, что самки расселяются в среднем дальше, чем самцы (Nilsson, 1989). Ни одна из наблюдавшихся молодых гаичек не обнаружена оставшейся на территории родителей.

Переход к оседлости после обязательной фазы дисперсии сопряжен с образованием пар у молодых птиц и поселением их на территориях взрослых или на свободных участках. Таким путем образуются социальные группы — фратрии, сохраняющие свое постоянство на протяжении позднего лета, осени и зимы. Небольшая часть молодых птиц — так называемые бродячие особи — ведут хотя и оседлый, но более свободный образ жизни, не входя в структуру фратрий (Марковец, 1991).

Молодые птицы остаются на территориях первоначального поселения в течение осенне-зимнего периода. Заместив погибших территориальных птиц или заняв свободную территорию, они остаются здесь на гнездование (Бардин, 1975в; Nilsson, 1989; Марковец, 1991). Не ставшие в течение лета, осени и зимы территориальными молодые птицы совершают перемещения в поисках территориальных вакансий ранней весной — во второй половине февраля — марте. Поскольку стационарные ловушки начинают работать лишь с апреля, данные отловов не могли зарегистрировать эти перемещения. Из-за ранневесенних передвижений у гаичек среди гнездящихся на изучаемом участке особей случается обнаруживать новых, не наблюдавшихся здесь осенью и зимой.

Осенние перемещения у болотной гаички практически не наблюдаются. Во всяком случае, они не носят такого массового характера, как у пухляка. У последнего в осенней миграции участвуют только молодые птицы (Носков, 1968; Носков и др., 1981; Ehngroth, 1973). Их происхождение и статус остаются неясными. Во всяком случае, в осенней миграции не принимают участия молодые пухляки, установившие территориальные связи летом (Бардин, 1975а, в). Вопрос о том, что представляют собой осенние перемещения у пухляка — расселение, инвазии или частичную миграцию с возвращением весной обратно — пока также не имеет ответа. Существование осеннего пролета у болотной гаички ставят под сомнение (Бардин, 1975в), однако данные отлова на Куршской косе, кажется, указывают на то, что небольшая часть молодых гаичек может участвовать в осенних перемещениях.

ЛИТЕРАТУРА

- Бардин А. В. Территориальное поведение скандинавского подвида буроголовой гаички (*Parus montanus borealis* Selis-Longchamps) // Вестн. ЛГУ. 1975а. № 9. С. 24—34.
- Бардин А. В. Поведение молодых пухляков и хохлатых синиц после вылета из гнезда и их послегнездовая дисперсия // Матер. Всесоюзн. конфер. по миграциям птиц. Ч. 2.— М., 1975б. С. 63—66.
- Бардин А. В. Сравнительное изучение жизненных циклов некоторых представителей рода *Parus* (Paridae, Aves): Автореф. канд. дис.— Л., 1975в. 24 с.
- Вилкс Е. К. Миграции и территориальное поведение латвийских синиц и поползней по данным кольцевания // Миграции птиц Латвийской ССР.— Рига, 1966. С. 69—88.
- Дольник В. Р., Паевский В. А. Рыбачинская ловушка // Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР.— М., 1976. С. 73—81.
- Марковец М. Ю. Затраты времени на различные типы активности и изменение поведения у молодых больших синиц после вылета из гнезд // Труды ЗИН РАН, 1991. Т. 231. С. 138—147.
- Носков Г. А. Миграции птиц на северо-западе Ленинградской области: Автореф. канд. дис.— Л., 1968. 16 с.
- Носков Г. А., Зимин В. Б., Резвый С. П., Рымкевич Т. А., Лапшин Н. В., Головань В. И. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей // Экология птиц Приладожья.— Л., 1981. С. 3—86.
- Одинцова Н. П. Характеристика передвижений синиц на Куршской косе в 1957—1966 гг. // Сообщ. Прибалт. комиссии по изучению миграций птиц, 1975 № 9. С. 91—104.
- Панов Е. Н. Структура популяции черноголовой гаички в Южном Приморье и формы поведения, поддерживающие эту структуру // Новости орнитологии.— Алма-Ата, 1956. С. 288—290.
- Панов Е. Н. Биология и поведение черноголовой гаички *Poecile palustris brevirostris* Tacz. на крайнем юге Приморья // Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока.— Владивосток, 1971. С. 98—112.
- Панов Е. Н. Птицы Южного Приморья (фауна, биология и поведение).— Новосибирск, 1973. 376 с.
- Эрик В. В. Большая ловушка для массового отлова птиц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1967. Т. 40. С. 51—55.
- Anven B. Nagra observationer över entitans (*P. palustris*) biologi // Var Fagelvärld, 1961. Vol. 20. P. 145—151.
- Ehrenroth B. Studies on migratory movements of the willow tit *Parus montanus borealis* Selis-Longchamps // Orn. scand., 1973. Vol. 4. P. 87—96.
- Gibb J. A. Population changes of titmice 1947—1951 // Bird Study, 1954. Vol. 1. P. 40—48.
- Gibb J. A. Territory in the genus *Parus* // Ibis, 1956. Vol. 98. P. 420—429.
- Holleback M. Behavioral interactions and the dispersal of the family in black-capped chickadees // Wilson Bull., 1974. Vol. 86. P. 466—468.
- Löhrl H. Beobachtungen zur Sociologie und Verhaltensweise von Sumpfschnecken (*Parus palustris communis*) im Winter // Z. Tierpsychol., 1950. Bd 7 S. 417—424.
- Ludescher F.-B. Sumpfschnecke (*Parus p. palustris* L.) und Weidenmeise (*P. montanus salicarius* Br.) als sympatrische Zwillingarten // J. Ornithol., 1973. Bd 114. S. 3—56.
- Morley A. The formation and persistence of pairs in the marsh tit // Brit. Birds, 1950. Vol. 43. P. 387—393.
- Morley A. Field observations on the biology of the marsh tit // Brit. Birds, 1953. Vol. 46. P. 233—238, 273—287, 332—346.
- Nilsson J.-Å. Causes and consequences of natal dispersal in the marsh tit, *Parus palustris* // J. Anim. Ecol., 1989. Vol. 58. P. 619—636.
- Nilsson J.-Å., Smith H. G. Early fledgling mortality and the timing of juvenile dispersal in the marsh tit *Parus palustris* // Orn. scand., 1985. Vol. 16. P. 293—298.

- Nilsson J.-Å.* Effects of dispersal date on winter flock establishment and social dominance in marsh tit *Parus palustris* // J. Anim. Ecol., 1988. Vol. 57 P. 917—928.
- Sellers R. M.* Movements of coal, marsh and willow tits // Ring. and Migration, 1984. Vol. 5. P. 79—89.
- Southern H. N., Morley A.* Marsh tit territories over six years // Brit. Birds, 1950. Vol. 43. P. 33—47.
- Steinfatt O.* Das Brutleben der Sumpfmeise und einige Vergleiche mit dem Brutleben der anderen einheimischen Meisen // Beiträge Z. Fortpfl. Vögel., 1938. Bd 14. S. 84—89, 137—144.
- Weise C. M., Meyer J. R.* Juvenile dispersal and development of site fidelity in the black-capped chickadee // Auk, 1979. Vol. 96. P. 40—55.

Summary

A. V. Bardin, M. Yu. Markovets, D. V. Mikhaylov

MOVEMENTS OF MARSH TITS (PARUS PALUSTRIS) ALONG THE COURISH SPIT ACCORDING TO THE RECORDS OF PERMANENT TRAPPING

From 1957 to 1989, 272 marsh tits were captured in Rybachy traps at the field station „Fringilla“ situated on the Courish Spit. The location of traps remained the same throughout each trapping period (March to November) from one year to another. Migrating birds prevailed over captures.

Movements of marsh tits is mainly concentrated to the time from last third of June to the middle of July. Contingent of moving individuals is formed almost entirely by juveniles. On the basis of an analysis of recaptures, we conclude that these movements are postfledging dispersal. Median age of moving juveniles is 39 d (QD=3.5 d). The length of individual periods of dispersal seems to be restricted to 10 d. A small fraction of first year marsh tits undertakes some movement in late September.

УДК 598.842:591.543.43

К. В. Большаков

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ВЕЧЕРНИЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ И СТАРТ НОЧНОГО МИГРАЦИОННОГО ПОЛЕТА У ДРОЗДА-РЯБИННИКА (TURDUS PILARIS): ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Представлены результаты изучения явления старта ночного миграционного полета у дрозда-рябинника весной на Куршской косе Балтийского моря. Данные получены в 1977—1990 гг с помощью вечерних визуальных учетов и наблюдений в темноте в горизонтальном луче прожекторов. Показано, что у этого вида воробьиных, имеющего смешанный ритм миграционной активности, ночной полет не является непосредственным продолжением дневного. Ночная фаза миграции начинается с вечерних или ночных взлетов стай с земли, набора высоты до сотен метров и последующего перехода на прямолинейный С или СВ—ВСВ полет. Свыше 90% стай взлетает после полного завершения дневных перемещений. Около 97% стартующих в вечерние часы птиц не прекращают полет до наступления темноты. Время начала ночного полета (старта) относительно захода солнца у рябинников весной строго не фиксировано, а подвержено значительным колебаниям в пределах одной даты, соседних дней, сезона и между отдельными годами. Общая продолжительность периода, в течение которого рябинники начинают ночной полет, составляет весной около 6 ч 45 мин. Первые стаи взлетают не ранее 55 мин до захода солнца, а последние — в шестом часу после захода. Продолжительность стартового периода с ограниченной площади суши в течение одной ночи может достигать около 5 ч.

Явление старта ночного миграционного полета у воробьиных птиц до сих пор исследовано крайне недостаточно, особенно на видовом уровне. Это касается не только так называемых «настоящих» ночных мигрантов, полетная активность которых приурочена лишь к темному времени суток, но и значительного числа видов птиц с явно смешанным ритмом активности, мигрирующим как ночью, так и днем. К последним в пределах Европы относятся разные виды дроздов (*Turdus spp.*), в частности один из наиболее многочисленных видов — рябинник.

В настоящей работе описано и проанализировано вечернее миграционное поведение представителей этого вида весной на Куршской косе Балтийского моря, имеющее непосредственное отношение к старту ночного полета. На Куршской косе рябинник является преимущественно пролетным видом (Паевский, 1971), в массе мигрирующим весной в светлое время суток (Люлеева,

1967; Меженный, 1967). Ежегодно рябинники мигрируют весной и ночью, что установлено нами по характерным крикам, издаваемым летящими птицами, а также по силуэтам на фоне диска луны и в луче вертикально направленного прожектора. Ночной пролет в весеннее время характерен для рябинников и в других районах северо-запада Европы (Hansen, 1954; Alerstam, 1976; Большаков, 1976).

Опубликованные сведения о начале ночного миграционного полета у дроздов незначительны. По данным радиолокационных наблюдений в южной Швеции, ночная миграция дроздов (данных по отдельным видам нет) начинается в пределах первого часа после захода солнца, но сильный дождь может задерживать стартовые взлеты на 1—2 ч. Среднее время начала миграции в С направлении составляет 28 мин, а в ВСВ — 33 мин после захода солнца (Alerstam, 1976). По данным визуальных наблюдений в восточной части Финского залива продолжительность периода, в течение которого рябинники начинают ночной полет, составляет весной около 2.5 ч, от —50 до +90 мин относительно захода солнца (Большаков, 1976).

МЕТОДЫ НАБЛЮДЕНИЙ И МАТЕРИАЛ

Методика включала два способа регистрации стартового поведения: 1) стандартные визуальные наблюдения (Большаков, 1977а, б; Большаков, Резвый, 1972, 1975, 1976); 2) наблюдения в горизонтальном луче прожекторов (модификация метода Хебрарда, 1971).

Визуальные наблюдения. Применяли для выяснения стартового поведения рябинников в интервале —120 +60 мин относительно захода солнца. Наблюдения проведены в течение 5 весенних сезонов 1977—1979, 1985 и 1990 гг. в двух пунктах в окрестностях пос. Рыбачий. В 1977—1978 гг. наблюдательный пункт располагался непосредственно на берегу Куршского залива, а другие годы — на крыше биостанции, примерно в 100 м от берега. Основной район концентрации рябинников на дневных остановках находился в 200—300 м к юго-западу от пунктов наблюдений.

В общей сложности наблюдениями охвачены 123 вечера между 2 марта—22 мая: 13.03—22.05 1977 г. (36 вечеров); 2.03—20.04 1978 г. (24); 3—14.04 1979 г (10); 9.04—15.05 1985 г (20); 10.03—29.04 1990 г. (33). Продолжительность наблюдений в отдельные дни колебалась от 180 до 60 мин. В случаях дождя, снега и при штормовой погоде наблюдения, за исключением весны 1990 г., не проводили.

При наблюдениях отмечали всех птиц, пролетающих, садящихся или взлетающих в пределах видимости. Для каждого случая регистрировали: 1) время, 2) число птиц, 3) направление полета (по заранее маркированным местным ориентирам), 4) примерную высоту полета. Для взлетающих в поле зрения одиночек и стай дополнительно отмечали: 1) начальный азимут полета, 2) азимут полета в точке исчезновения из пределов видимости в 12-кратный бинокль, 3) особенности набора высоты и максимальную высоту полета в момент исчезновения. В период вечерних сумерек, преимущественно между +45 — +60 мин, стартовые стаи рябинников обнаруживали по характерным крикам.

Точность определения представителей этого вида при визуальных наблюдениях не вызывает сомнений. Лишь молча летящие на большом удалении от наблюдателя особи могли быть как рябинниками, так и дерябами (*Turdus viscivorus*). Вероятность таких ошибок, однако, ничтожна: из нескольких тысяч дроздов разных видов, отмеченных в вечернее время, деряб наблюдали лишь дважды.

Наблюдения в горизонтальном луче прожекторов. Готро (S. Gauthreaux, 1969), используя модификацию прожекторов, применяемых для определения высоты над землей нижнего слоя облаков, установил, что при помощи вертикально направленного луча можно освещать летящих ночью птиц и наблюдать их в бинокль и телескоп. Показано (J. Hebrard, 1971), что ориентируя луч горизонтально над вершинами деревьев можно видеть взлетающих и садящихся в темноте птиц. Последний принцип был использован нами для исследования начала миграционного полета (старта) у разных видов воробьиных птиц в темное время суток.

Метод применяли в течение весенних сезонов 1985 и 1990 гг. Наблюдения вели с крыши здания биостанции, расположенного на небольшом мысу восточной части косы, обращенной в сторону Куршского залива. В оба сезона применяли по 2 прожектора с концентрированными световыми лучами. В 1985 г. использовали лампы мощностью по 400 Вт, а в 1990 г. — по 1000 Вт. Последние позволяли интенсивно освещать большой объем воздуха. Прожекторы были установлены на расстоянии около 1 м друг от друга и ориентированы на восток таким образом, чтобы лучи соприкасались и образовывали освещенное пространство выше вершин деревьев. Интенсивный световой поток распространялся вплоть до границы суши и воды, лишь слегка подсвечивая кроны наиболее высоких деревьев. Максимальная ширина светового потока составляла у берега около 30 м в 1985 г. и около 50 м в 1990 г. В пределах каждого сезона ориентацию прожекторов и угловые размеры лучей не меняли. Зона растительности в окрестностях станции также простирается с запада на восток и представлена зарослями ив, черемухи, черной бузины, боярышника, отдельными участками тростника и группами больших деревьев (березы, ясени, ивы).

Взлетающих птиц наблюдали с помощью 12-кратного бинокля, регулярно осматривая освещенный слой воздуха. Интенсивность света позволяла видеть птиц вплоть до самого берега залива, т. е. на расстоянии до 250 м. Чтобы избежать помех от многочисленных в отдельные ночи насекомых, наблюдатель располагался сбоку от прожекторов на расстоянии около 3 м.

В 1985 г. наблюдениями охвачены 20 ночей между 9.04—15.05. Наблюдения начинали в разное время после захода солнца, но не позднее чем через 30 мин после него, и вели на протяжении 60—120 мин. В 1990 г. получены данные для 60 ночей между 17.03—25.05, причем в большинстве случаев наблюдениями было равномерно охвачено все темное время суток от захода до восхода. Первый сеанс наблюдений всегда начинали через 30 мин после захода и вели непрерывно на протяжении 60 мин. Каждый последующий час ночи (начиная с третьего и вплоть до последнего перед восходом) наблюдения вели в форме отдельных 30 мин сеансов, кроме случаев очень сильного дождя. Последний сеанс всегда проводили в интервале —60—30 мин до восхода солнца.

Для каждого случая обнаружения птиц в луче прожекторов отмечали: 1) вид или примерную систематическую принадлежность, 2) время (в пределах первого и последнего сеансов с точностью до мин); 3) число одновременных наблюдаемых

особей, 4) направление перемещения через луч, выраженное посредством «часовых точек» (Hebgarð, 1971), 5) конкретные характеристики траектории полета в пределах видимости, 6) тип и число сигналов, издаваемых взлетающими птицами.

Дополнительно в течение всех вечеров и ночей наблюдений проводили регистрацию погодных условий. Измеряли и оценивали следующие показатели: 1) величину покрытия неба облаками (от 0 до 10 баллов), 2) направление и скорость ветра у поверхности земли, 3) направление ветра на уровне облаков. Все наблюдения регистрировали по зимнему московскому времени. При последующей обработке данных все временные показатели пересчитаны в часах и минутах до (—) и после (+) момента захода солнца. Сроки восхода и захода солнца для пункта наблюдений определяли по астрономическим формулам и таблицам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Формы вечернего поведения и их соотношение

Вечерняя активность рябинников отмечена лишь в 23 случаях между 15.03—28.04 и совпадала по срокам с периодом массовой дневной миграции этого вида через Куршскую косу. Поведение птиц в интервале —120 +60 мин проявлялось в трех основных формах.

Низкий горизонтальный полет. Отмечен у одиночек и стай, и происходил на высотах менее 100 м. Внешне поведение птиц не отличалось от обычного дневного пролета. При достижении берега большинство рябинников изменяло основное СВ направление и летело вдоль него на ЗСЗ. Величина групп колебалась от 2 до 75 птиц, а средняя величина стаи составляла около 18 особей.

За весь период наблюдений такие перемещения отмечены лишь в трех случаях, причем два из них (25.03 1977 и 2.04 1990) приходились на период «волн» миграции, когда рябинники в массе летели весь день. В вечернее время наиболее заметные перемещения происходили в начале — 11 ч, резко ослабевали в интервале —80—70 мин и полностью прекращались за 30 (2.04 1990) и 18 мин (25.03 1977) до захода солнца. 3.04 1979 двух одиночных рябинников наблюдали в интервале —44—37 мин.

Взлеты с земли. Были наиболее массовой формой поведения рябинников и отмечены в течение 21 вечера в интервале —55 +58 мин. В 50 случаях из 51 птицы взлетали группами от 2 до 100 особей. Средняя величина стартующих стай составила около 24 птиц, причем в 83% случаев число птиц в стае не превышало 35. Как правило, отдельные стаи стартовали с интервалом 5—15 мин, но иногда (всего 5 случаев) в течение 1 мин взлетало по 2 и 3 стаи. 23.04 1977 численность трех почти одновременно стартовавших стай достигала почти 200 птиц.

37 из 51 отмеченной стаи прослежены длительное время. 7 из них потеряны на разных этапах набора высоты. У 27 стай высота полета в момент исчезновения из поля зрения значительно превышала 100—200 м, а отдельные стаи с трудом были видны даже в 12-кратный бинокль. Лишь 3 из 37 стай исчезали из пределов ви-

димости на высотах менее 100 м. Все три случая имели место при ветрах СЗ и СВ направлений, встречных относительно генерального курса весенней миграции. Наконец, старт 14 из 51 стаи обнаружен только по характерным крикам птиц, причем 9 из них взлетали в интервале $+30 +60$ мин, т. е. в условиях резкого снижения видимости. 3 группы птиц, судя по изменениям в слышимости криков, активно набирали высоту.

Для рябинников характерно два типа стартовых взлетов в вечернее время: 1) набор высоты кругами до нескольких сотен метров с последующим переходом на направленный полет, 2) прямой полет в СЗ, С и ССВ направлениях с постепенным набором высоты. Круговой набор высоты часто происходил у самой линии побережья и, возможно, был связан с развитием здесь в вечернее время сложной ветровой циркуляции и восходящих токов воздуха. Увеличение высоты у стартовавших стай происходило, как правило, стремительно, и многие группы всего за 1—2 мин полета исчезали из пределов видимости.

Прекращение полета. Наблюдали лишь в течение 4 из 23 вечеров. Птицы садились на деревья около залива в одиночку и группами до 5 особей. Явление прекращения полета происходило в интервале $-104 +2$ мин, причем 86% случаев приходилось на период $-54 -18$ мин.

Анализ данных за отдельные вечера показывает, что основной причиной прекращения полета (12 из 14 случаев) в окрестностях наблюдательного пункта были так называемые «ложные старты», т. е. отставание птиц от взлетающих стай и возвращение на землю (Большаков, Резвый, 1975, 1976). Вечером 25.03 1977 г. отмечена посадка одиночного рябинника, стартовавшего до этого с берега и пытавшегося набрать высоту. 10.04 1979 г. в общей сложности приземлились 12 рябинников, отставших от 4 взлетевших в этот вечер стай общей численностью около 34 птиц. Приземление птиц из стартующих стай в течение обоих вечеров происходило в условиях встречных и встречно-боковых ветров. Причины посадки рябинников в двух других случаях не столь очевидны. 17.03 1990 г. группа из 3 птиц села на берегу за -104 мин, а 15.04 1990 г. две особи приземлились через $+2$ мин относительно захода солнца. Других рябинников в оба этих вечера не отмечено вплоть до окончания наблюдений.

Приведенная выше характеристика основных форм вечернего миграционного поведения рябинников дает, на наш взгляд, основания для следующих обобщений.

1. СВ перемещения рябинников на низких высотах в интервале $-120 -55$ мин, т. е. до начала взлетов с земли, по всей вероятности, представляют собой окончание дневной фазы миграции. По нашим данным лишь в «волновых ситуациях» дневной пролет весной частично распространяется на вечернее время, но даже в этих случаях практически полностью заканчивается не позднее 30 мин до захода солнца. Прекращающие дневной полет рябинни-

ки, по-видимому, «не склонны» приземляться в заметном количестве на заболоченном участке мыса, а продолжают лететь вдоль побережья в поисках более благоприятных стаций. Основная же часть птиц не достигает наблюдательного пункта, а концентрируется на расположенных к юго-западу лугах и огородах. Именно отсюда в вечернее время происходят взлеты больших стай.

К сожалению, для Куршской косы до сих пор нет количественных данных о почасовых изменениях плотности дневного пролета рябинников весной и о возможных изменениях этого показателя в случаях «волн» миграции и в «межволновых паузах». По этой причине неясно, имеется ли у этого вида «вечерний пик» дневной миграционной активности или плотность пролета просто постепенно снижается в течение дня за счет постоянного приземления птиц, стартовавших в утренние часы.

2. Вечерние взлеты больших стай рябинников с земли, сопровождающиеся активным набором высоты вплоть до нескольких сотен метров, по нашему мнению, не имеют отношения к дневной фазе миграции. Взлетное поведение лишь частично перекрывается во времени с окончанием дневных перемещений, а 90% стай стартует в интервале -30 ± 60 мин, т. е. после полного прекращения дневного пролета.

3. Лишь около 3% рябинников из 1250 стартовавших в интервале -55 ± 58 мин отставали от стай и приземлялись в окрестностях наблюдательного пункта. «Ложные старты» полностью прекращались после захода солнца. Подавляющее большинство птиц после характерного набора высоты улетало прямо через Куршский залив в ССЗ, С и ССВ направлениях. При сохранении этих курсов многие стаи могли достигать новых участков суши лишь в полной темноте. Эти факты позволяют нам утверждать, что вечерние взлеты в общей сложности почти 97% рябинников представляют собой начальную фазу (старт) ночного миграционного полета. У нас нет каких-либо оснований связывать вечерние взлеты с суточными перемещениями и мест кормежки в районы ночевки в покрытые лесом участки косы, а также определять их как «особые» кратковременные вечерние перелеты. В обоих случаях наверняка были бы зафиксированы многочисленные случаи приземления стай между заходом солнца и темнотой.

2. Сезонная динамика вечерней стартовой активности

Из-за разной продолжительности наблюдений в отдельные периоды весны подекадные изменения масштабов вечернего старта (взлетов стай с земли в вечернее время, представляющих начало ночного миграционного полета) рассчитаны для трех временных интервалов: -120 ± 60 , -90 ± 60 и $+1 \pm 60$ мин. Обнаружены сходные картины изменений стартовой активности (рис. 1).

Взлеты стай рябинников в вечернее время происходят с середины марта по конец апреля (крайние даты — 15.03 и 28.04). На

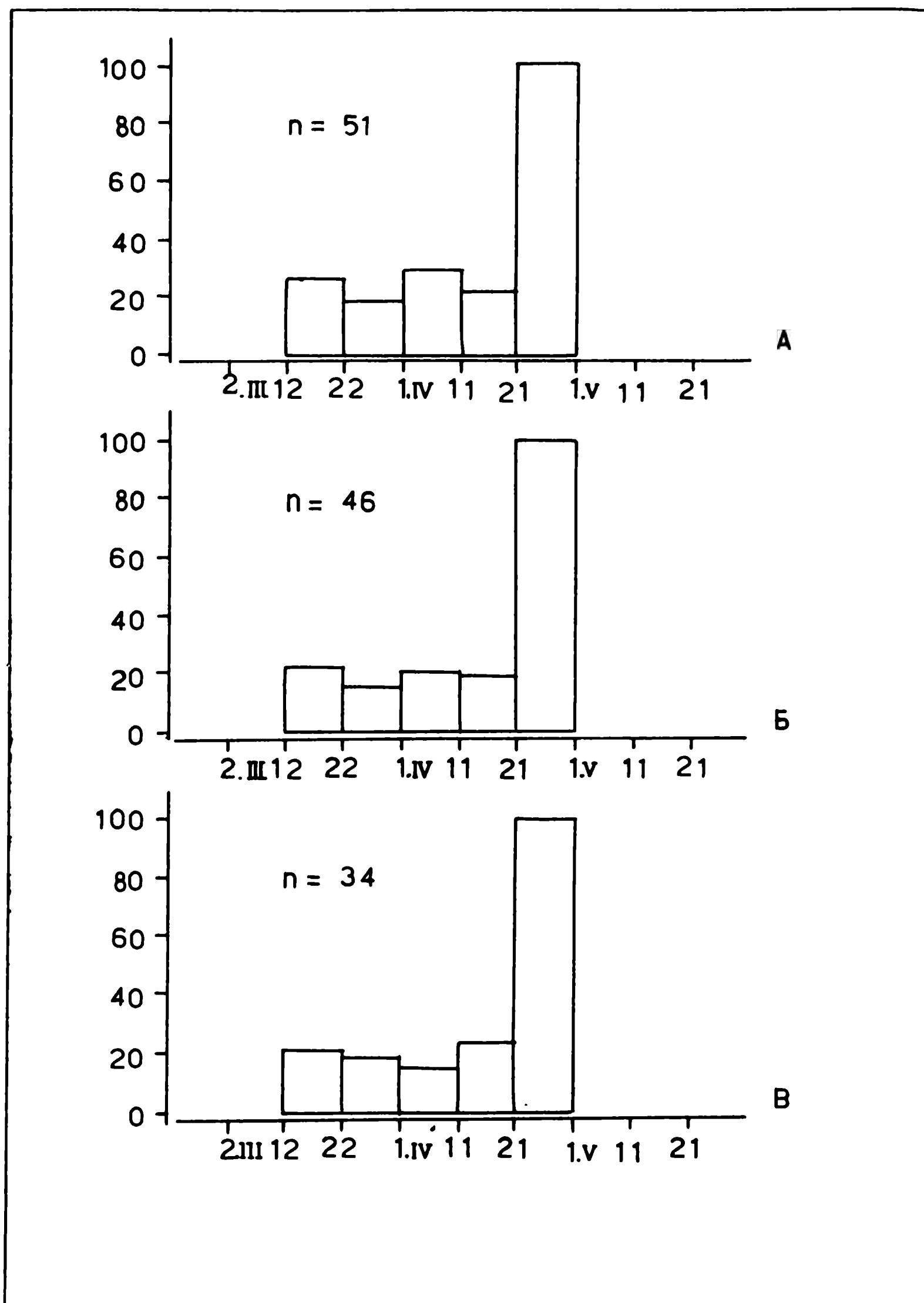


Рис. 1. Сезонные изменения вечерней стартовой активности

Данные представлены в форме процента от максимальной плотности и вычислены отдельно для периодов вечера относительно захода солнца: $-60 + 60$ мин (А), $-30 + 60$ мин (Б); $0 + 60$ мин. Абсцисса — дни весны, ордината — процент от пика

Seasonal changes of evening take-off activity

The data were plotted as percentage of peak and calculated separately for three times of eve in relation to sunset: $-60 + 60$ min (A), $-30 + 60$ min (B), $0 + 60$ min (B). Abscissa — days of spring, ordinate — per cent of peak

протяжении марта и первых двух декад апреля численность взлетающих птиц примерно одинаковая, но возрастает в среднем в 5.0 раз в последней декаде апреля. Количественно сезонная динамика вечернего старта может быть представлена следующими оценками. Вплоть до 20 апреля с прилегающих к мысу участков Куршской косы в полосе шириной около 300 м стартует за вечер в среднем от 11 до 19 рябинников (8—12 в интервале -90 ± 60 и 5—8 в интервале $+1 \pm 60$ мин). Между 21—30.04 среднее число взлетающих за вечер птиц достигает 64 (для других временных интервалов — соответственно 54 и 34).

Характеризуя сезонную динамику вечерней стартовой активности, следует указать дополнительно на три обстоятельства. Во-первых, из-за ограниченности наблюдений в первой декаде марта можно предполагать, что небольшое число рябинников начинает ночной полет в вечернее время и ранее 15.03. Во-вторых, объем майских наблюдений достаточно велик, и можно с уверенностью говорить о полном прекращении массовых вечерних взлетов с первых чисел этого месяца. В-третьих, резкое увеличение масштабов старта в конце апреля в значительной степени определяется необычно массовой вечерней активностью птиц между 23—28.04 1977 г., вызванной длительной задержкой миграции в предыдущие дни и ночи и скоплением большого количества рябинников на полях в окрестностях пос. Рыбачий. Вполне возможно, что при охвате наблюдениями большего числа лет увеличение интенсивности вечернего старта в конце апреля будет не столь резким.

3. Временные характеристики стартовой активности в интервале -120 ± 60 мин

Сроки и продолжительность стартового периода. Как видно из рис. 2, рябинники весной не начинают ночной полет ранее -55 мин. Последняя стартующая стая отмечена через $+58$ мин, а общая продолжительность периода взлетов с земли в вечернее время достигает почти 2 ч (113 мин).

Крайне важным представляется тот факт, что время обнаружения последней взлетающей стаи практически совпадает с моментом прекращения регулярных наблюдений ($+60$ мин). Кроме того, почти 20% стай рябинников взлетали в интервале $+40 \pm 60$ мин, поэтому вполне возможно, что некоторые птицы начинают ночной полет и в более позднее время, а общая продолжительность стартового периода у этого вида превышает 2 ч. В восточной части Финского залива последнюю стартующую стаю рябинников наблюдали через $+90$ мин (Большаков, 1976).

На рис. 2, б представлены сроки взлета стай, набирающих высоты в несколько сотен метров. Такие стаи появляются не ранее -35 мин, т. е. несколько позже первых взлетающих. Последние группы рябинников, активно набирающие высоту, отмечены не позднее $+42$ мин, что, по-видимому, связано с резким снижением

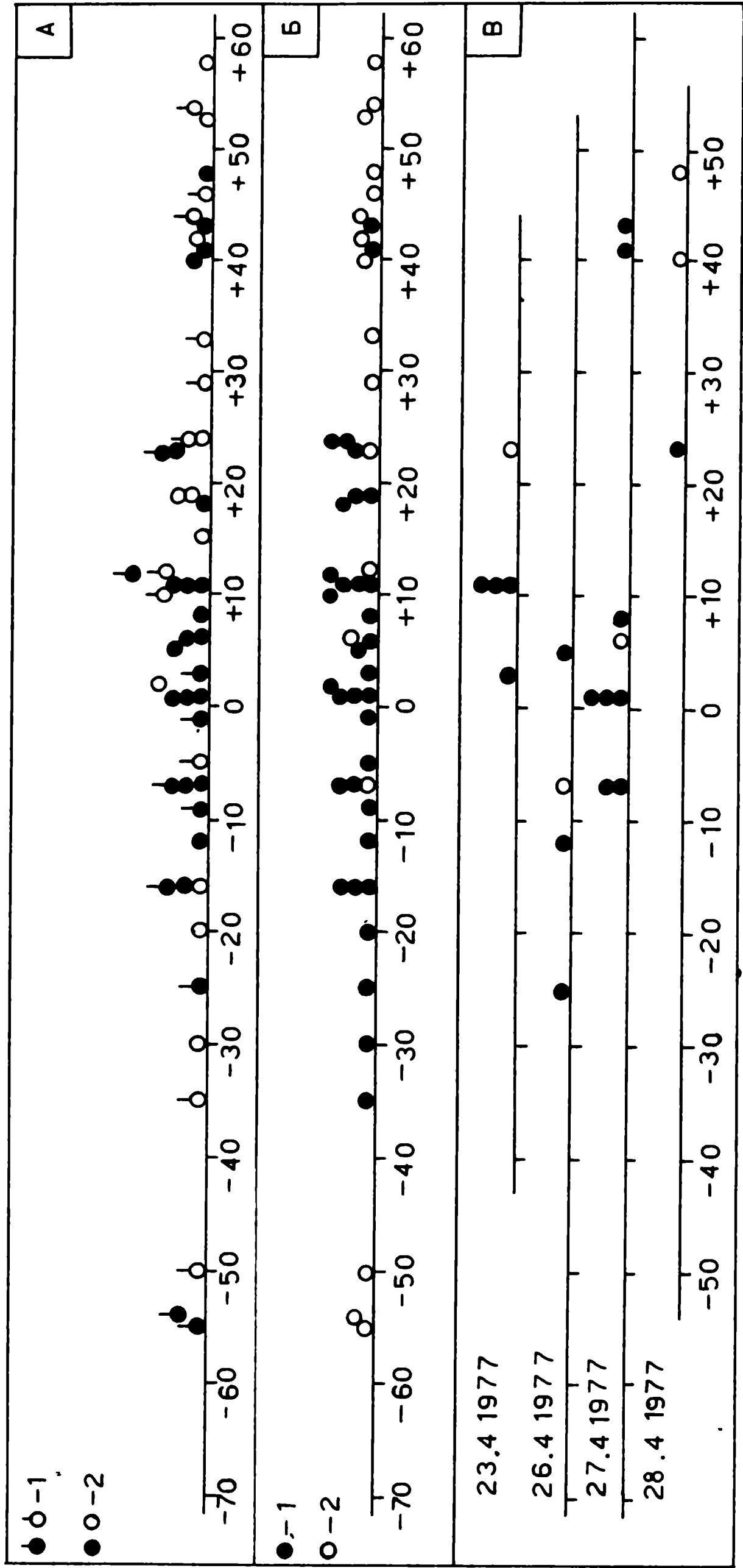


Рис. 2. Сроки вечерней стартовой активности относительно захода солнца:

А — суммарные данные всех наблюдений. *Черные кружки* — 1977 г.; *светлые кружки* — 1978, 1979, 1985, 1990 гг. *1* — первые стаи в отдельные вечера; *2* — последующие стаи. *Б* — суммарные данные всех наблюдений. *Черные кружки* — набирающие высоту стаи, *светлые кружки* — низко летящие стаи или обнаруженные только по полетным крикам. *В* — сроки стартовой активности в отдельные вечера. *Черные кружки* — набирающие высоту стаи, *светлые кружки* — низко летящие стаи или обнаруженные только по крикам. Каждая точка представляет время взлета отдельных стай

Times of evening take-off activity in relation to sunset

А — the data from all observation. Solid dots — 1977; open circles — 1978, 1979, 1985, 1990; *1* — the first flock in single evening; *2* — the following flocks. *Б* — the data from all observations. Solid dots — ascending flocks; open circles — low-flying flocks of flocks detected only by flight-calls *В* — times of take-off activity in single evenings. Solid dots — ascending flocks; open circles — low-flying flocks. Each dot represents take-off time of single flock

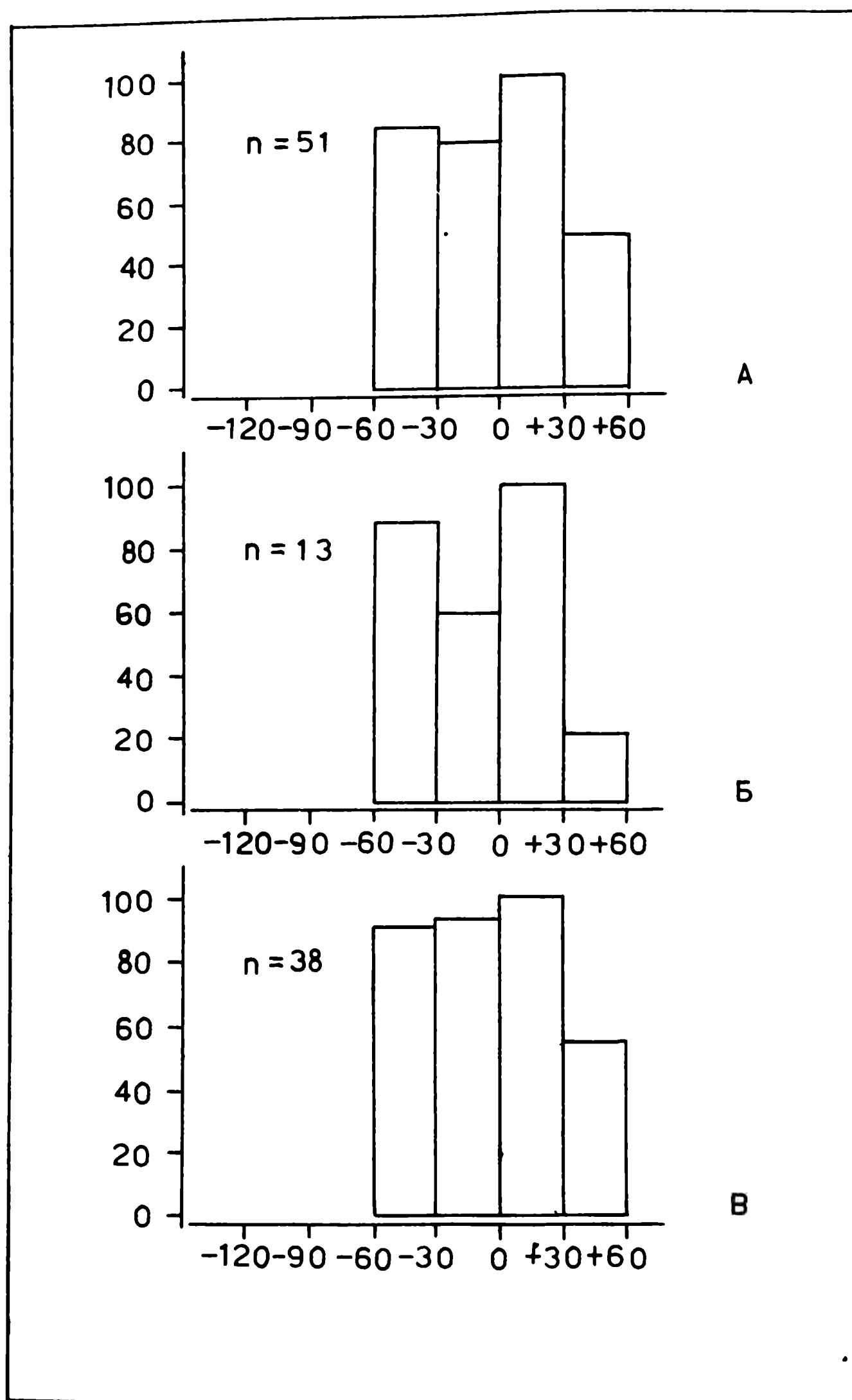


Рис. 3. Сезонные изменения вечерних ритмов стартовой активности: А — март, апрель; Б — март; В — апрель. n — число наблюдавшихся стай. Абсцисса — мин относительно местного захода солнца, ордината — процент от пика

возможности визуального обнаружения стай и контроля их полета, начиная примерно через полчаса после захода солнца. Как отмечено выше, большинство стай, стартовавших в интервале +30 -60 мин, обнаружено лишь по крикам.

Динамика стартовой активности в течение вечера. Наиболее

корректные данные по рассматриваемому вопросу представлены на рис. 3, где учтена неравномерность наблюдений в отдельных 30 мин отрезка в пределах периода —120 +60 мин.

По оценкам в целом за весну (15.03—28.04) взлеты рябинников с земли происходят почти равномерно в пределах интервала —60 +30 мин, с небольшим усилением стартовой активности в первые полчаса после захода солнца (среднее число стартующих за 30 мин отрезки составляет соответственно 5.8, 5.5 и 7.0). Лишь в интервале +30 +60 мин наблюдается более чем двухкратное снижение численности взлетающих рябинников (в среднем 3.3 птицы).

Данные для отдельных периодов весны представлены на рис. 3, б, в. Между 15—31 марта проявляется тенденция к двухпиковому ритму стартовой активности (возможно, из-за недостатка материала; всего отмечены 13 стай), с максимумами в интервалах —60—30 и +1 +30 мин и резким снижением между +30 +60 мин (среднее число стартующих за 30 мин отрезки составляет соответственно 4.3, 2.9, 4.9 и 1.0). В апреле интенсивность взлетов рябинников практически одинакова в интервале —60 +30 мин, с незначительным пиком в первые полчаса после захода солнца (соответственно 7.6, 7.8 и 8.3 птицы за 30 мин). Как и в марте, резкое снижение стартовой активности имеет место между +30 +60 мин (в среднем 4.6 птицы за 30 мин).

Наблюдаемое снижение стартовой активности рябинников в конце первого часа после захода солнца заслуживает специального обсуждения. Визуальные наблюдения за стартом на Куршской косе и восточной части Финского залива (Большаков, Резвый, 1975) показывают, что, начиная примерно через 30 мин после захода солнца, у рябинников резко меняется характер стайного поведения и звуковой сигнализации. Рано взлетающие стаи представляют собой плотные группировки с интенсивной сигнализацией между отдельными птицами. Стаи, стартующие позднее +30 мин, быстро рассыпаются по фронту и высоте, частота сигнализации в группах резко снижается, а многие рябинники вообще не кричат при взлете с земли и последующем наборе высоты. Последнее обстоятельство, наряду с резким снижением видимости, препятствует обнаружению птиц. По этим причинам, снижения численности стартующих рябинников в интервале +30 +60 мин реально может и не быть, или оно не столь выражено, как следует из данных, представленных на рис. 2 и 3.

Аналогично рис. 3 была рассчитана динамика стартовой активности стай, активно набирающих большие высоты. Численности рябинников, достигающих вскоре после взлета высот в несколько сот метров, наибольшая в интервале —29 +30 мин и почти в 3 раза выше, чем в промежутке —60—30 мин (среднее число птиц за 30 мин соответственно 2.3, 5.0 и 5.3). Сравнение этих значений с общим числом взлетающих позволяет предполагать, что рано стартующие рябинники менее «склонны» набирать большие высо-

ы. По крайней мере, в интервале —60 —30 мин лишь 39.7% птиц вскоре после взлета достигают высот в несколько сот метров, тогда как в последующий час (—29 +30 мин) такое поведение характерно в среднем для 83.3% взлетающих рябинников. Как отмечено выше, активный набор высоты у рябинников, судя по изменениям в слышимости криков, продолжается и в интервале +30 +60 мин. По методическим причинам оценить масштабы этого явления не представляется возможным.

Вариации в сроках начала стартовой активности. По нашим данным время начала старта относительно захода солнца у рябинников строго не фиксировано, и подневные колебания сроков взлета первых стай достигают не менее 109 мин, от —55 до +54 мин. В 11 случаях первые стаи взлетали до захода солнца, в 10 — после захода (см. рис. 2, а). Среднее время первых стартов весной у представителей этого вида почти совпадает с моментом захода солнца — +1.6 мин ($\sigma=32.4$ мин, медиана +1.4 мин).

Недостаток материала не позволяет проанализировать межгодовые различия в средних сроках начала старта. В этом плане можно лишь сравнить данные за 1977 г. (старт отмечен в течение 10 вечеров) с результатами наблюдений в другие годы (11 вечеров). Весной 1977 г. первые стаи рябинников взлетали в среднем за —12.9 мин ($\sigma=25.8$), причем в 7 из 10 случаев стартовая активность начиналась до захода солнца (медиана —7.6 мин). По суммарным данным за 1978—1979, 1985 и 1990 гг. среднее время взлета первых стай составило +14.7 мин ($\sigma=33.3$ мин), и в 8 из 11 случаев первый старт также происходил после захода солнца (медиана +21.6 мин). Различия в средних сроках старта первых стай между этими выборками достигали 28—29 мин и были статистически значимыми ($t_d=2.13^*$, критерий Стьюдента).

С целью выяснения возможных сезонных изменений в средних сроках начала старта были проанализированы данные за март (8 вечеров) и апрель (13 вечеров). Размах подневных колебаний времени взлета первых стай в течение сезона сохраняется (в марте от —55 до +33, в апреле от —50 до +54 мин), однако проявляется тенденция к смещению средних сроков начала старта на более позднее время. В марте первые стаи начинали ночной полет в среднем за —6.9 мин ($\sigma=31.2$ мин), а в апреле почти на 14 мин позже: +6.8 мин ($\sigma=31.3$ мин). Сезонные изменения среднего времени начала стартовой активности, однако, статистически не значимы ($t_d=0.97$).

Данные рис. 2, в указывают на широкие колебания времени начала старта между соседними датами, не связанные, очевидно, возможными сезонными и, тем более, межгодовыми изменениями. В течение трех последовательных вечеров в пределах одной «волны» миграции в конце апреля 1977 г. (26, 27 и 28.04) различия в сроках взлета первых стай достигали 48 мин, от —25 до +23 мин. Во всех случаях первые взлеты сопровождались набором высоты в несколько сотен метров с последующим перемеще-

нием стай через Куршский залив. Крайне любопытным представляется тот факт, что от начала к концу «волны» время начала старта постепенно смещалось на более поздний срок: —25 мин (26.04), —7 мин (27.04), +23 мин (28.04). Сходным образом менялось и среднее время взлета всех стай, отмеченных за каждый вечер: —9.8 мин ($\sigma=10.8$), +9.7 мин ($\sigma=17.9$ мин) и +37.0 мин ($\sigma=10.4$ мин) соответственно. Подневные изменения среднего времени старта во всех случаях были статистически значимыми: 26—27.04 $t_d=2.41^*$; 27—28.04 $t_d=3.23^{**}$; 26—28.04 $t_d=5.80^{***}$. Для других четырех случаев соседних дат в пределах одного года различия в сроках взлета первых стай достигали 39, 21, 17 и 25 мин. Во все эти вечера стартовало, однако, лишь небольшое число стай.

4. Вечерняя стартовая активность и некоторые погодные факторы

Величина облачности. Рябинники начинают ночной полет в вечернее время при разной степени покрытия неба облаками, от полной безоблачности до сплошной. Не обнаружено статистически значимых различий в распределениях частот величины облачности в дни с наблюдениями с одной стороны ($n=103$) и в дни с отмеченной стартовой активностью с другой ($n=21$) ($\lambda=0.92$, критерий Колмогорова и Смирнова).

Тем не менее, ряд факторов указывает на повышенную стартовую активность рябинников при ясной и малооблачной погоде и снижение ее при облачности близкой к сплошной. Во-первых, средняя величина облачности для случаев с отмеченным взлетом стай была меньшей, чем за все вечера наблюдений между 2.03—30.04 — 4.1 и 5.1 балла соответственно. Во-вторых, при слабой и умеренной облачности (0—2.5 и 3.0—7.5 баллов) старт происходил в 1 случае из 4, а при облачности, близкой к сплошной — лишь в 1 из 8. В-третьих, за 12 вечеров с полной облачностью стартовала только одна стая рябинников. Наконец, хотя среднее число взлетающих за вечер стай при разной величине облачности колебалось незначительно, при облачности близкой к сплошной оно было минимальным (табл. 1).

Кроме того, полученные к настоящему времени данные показывают, что в вечера со значительной облачностью рябинники стартуют в более позднее время относительно захода солнца. Как видно из табл. 1, смещение касается всех временных показателей стартовой активности, однако статистически значимых изменений ни в одном случае не обнаружено.

Направление высотного ветра. Для оценки возможного влияния высотных ветров на вечернюю стартовую активность рябинников был использован лишь один параметр — направление ветра

* Здесь и далее одной звездочкой обозначен первый уровень достоверности разности ($p<0.05$), двумя — второй ($p<0.01$), тремя — третий ($p<0.001$).

Вечерняя стартовая активность и величина облачности
Evening take-off activity and cloud amount

Параметр Parameter	Величина облачности, баллы Cloud amount, rates		
	0—2.5	3.0—7.5	8.0—10
Число вечеров с наблюдениями No. of evenings with observations	39	32	32
Число вечеров с наблюдавшейся стартовой активностью No. of evenings with observed take-off activity	9	8	4
Число наблюдавшихся стай No. of observed flocks	22	21	8
Временные границы вечерней стартовой активности относительно захода солнца, мин Time limits of evening take-off activity in relation to sunset, min	—55 + 59	—54 + 43	—9 + 54
Среднее время первого старта относительно захода солнца, мин Mean time of the first departure in relation to sunset, min	—7	0	+24
Среднеквадратичное отклонение, мин S. D., min	34	26	27
Среднее время всех вечерних стартов относительно захода солнца, мин Mean time of all departures in relation to sunset, min	+5	+7	+19
Среднеквадратичное отклонение, мин S. D., min	32	23	20

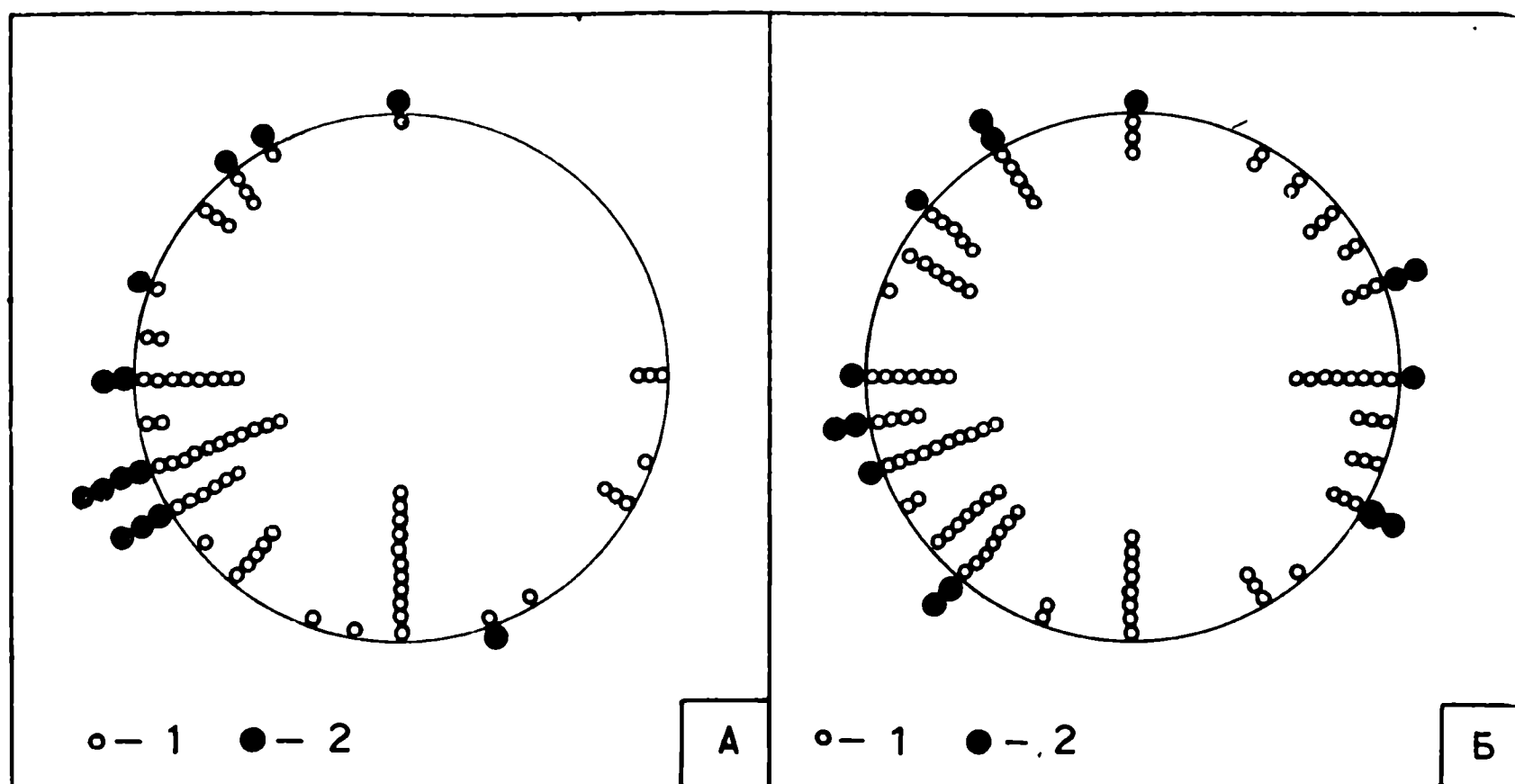


Рис. 4. Распределения направлений ветра (направления, откуда ветер дует) на различных высотах:

А — ветер на уровне облаков, Б — приземный ветер. Каждый кружок представляет направление ветра для одного вечера в период около захода солнца. 1 — направления ветра в вечера наблюдения; 2 — направления ветра в вечера с наблюдавшейся стартовой активностью

Distributions of wind directions (directions from which the wind blow) at various altitudes:

А — wind at cloud level, Б — surface wind. Each circles represents the wind direction on one evening around sunset. 1 — wind directions on evenings with observations; 2 — wind directions on evenings with observed take-off activity

на уровне облаков. По понятным причинам эти данные имеются лишь для части вечеров. Исходя из генерального СВ. курса весенней миграции, ветра были разделены на две категории: 1) попутные и попутно-боковые, 2) встречные и встречно-боковые.

Рябинники стартуют в вечерние часы как при попутных, так и при встречных высотных ветрах. Хотя в 10 из 14 случаев взлеты стай происходили в условиях попутных и попутно-боковых ветров, частота их за все вечера наблюдений была сходной — 45 из 68 (71.4% и 66.2% соответственно). Статистически значимые различия в распределениях частот направлений ветра для всех вечеров наблюдений, с одной стороны, ($n=68$) и для вечеров с отмеченным стартом, с другой, ($n=14$) отсутствуют ($\lambda=1.07$) (рис. 4, а). Интенсивность взлетов стай при ветрах попутных и попутно-боковых направлений лишь незначительно выше, чем при встречных и встречно-боковых — в среднем 2.4 и 1.8 стай за вечер (около 57 и 42 птиц за вечер).

Данные табл. 2 показывают, что сроки стартовой активности рябинников в вечернее время значимо меняются в зависимости от направления ветра на уровне облаков. При ветрах встречных и встречно-боковых направлений первые стай взлетают в среднем на 41—42 мин раньше, чем при попутных и попутно-боковых ($t_d=2.50^*$). Взлеты всех стай рябинников в пределах одного вечера при ветрах встречных и встречно-боковых направлений также про

Таблица 2

Сроки вечерней стартовой активности и направление ветра на уровне облаков

Times of evening take-off activity and the wind direction at altitude of cloud level

Параметр Parameter	Направление ветра относительно среднего направления миграции Wind direction in relation to mean flight direction	
	попутные и боковые following and cross	встречные и боковые opposed and cross
Среднее время первого старта относительно захода солнца, мин Mean time of the first departure in relation to sunset, min	+11	—31
Среднеквадратичное отклонение, мин S. D., min	30	27
Число случаев No. of occasions	10	4
Среднее время всех стартов относительно захода солнца, мин Mean time of all departures in relation to sunset, min	+14	—19
Среднеквадратичное отклонение, мин S. D., min	28	31
Число случаев No. of occasions	24	7

Таблица 3

Сроки вечерней стартовой активности и направление ветра у поверхности земли
Times of evening take-off activity and the direction of surface wind

Параметр Parameter	Направление ветра относительно среднего направления миграции Wind direction in relation to mean flight direction			
	попутные following	попутные и боковые following and cross	встречные opposed	встречные и боковые opposed and cross

Среднее время первого старта относительно захода солнца, мин
Mean time of the first departure in relation to sunset, min

Среднеквадратичное отклонение, мин
S. D., min

Число случаев
No. of occasions

Среднее время всех стартов относительно захода солнца, мин
Mean time of all departures in relation to sunset, min

Среднеквадратичное отклонение, мин
S. D., min

Число случаев
No. of occasions

+1	+11	-18	-3
30	34	36	41
5	9	7	11
+11	+11	-9	-1
29	34	31	35
8	16	12	20

исходят в среднем на 23—24 мин раньше, чем при попутных и попутно-боковых ($t_d=2.67^*$)

Направление и скорость приземного ветра. Взлеты стай рябинников в вечернее время не приурочены к определенным направлениям ветра у поверхности земли. Распределения частот направлений ветра в вечера наблюдений ($n=117$) и в вечера с отмеченным стартом ($n=15$) значимо не отличаются ($\lambda=0.43$) (рис. 4, б). В то же время рябинники, по-видимому, предпочитают стартовать при низких скоростях приземного ветра. Это предположение основано на следующих расчетах. В 28% случаев (6 вечеров из 21) старт происходил в условиях, близких к штилевым (скорость ветра не более 2 м/с), тогда как реальная доля вечеров со штилем в период между 2.03—30.04 была значительно ниже — 14.5% (17 из 117). Средняя скорость ветра у поверхности земли за все вечера с наблюдениями составила 3.8 м/с, а для случаев старта — лишь 3.0 м/с. Предпочтение более низких скоростей проявлялось и для отдельных направлений ветра: попутные ($220^\circ—270^\circ$) — 5.1 и 4.3 м/с; встречные ($310^\circ—070^\circ$) — 3.5 и 3.3 м/с; боковые В ($090^\circ—120^\circ$) — 3.7 и 3.3 м/с соответственно. Средняя интенсивность взлетов рябинников также наибольшая при минимальных скоростях приземного ветра: штиль — 3.8, боковой В — 2.7, встречный — 1.8, попутный — 1.5 стай за вечер.

Как и в случае высотных ветров, сроки стартовой активности рябинников в вечернее время меняются в зависимости от направления ветра у поверхности земли, однако достоверных изменений не обнаружено. При ветрах встречных и встречно-боковых направлений рябинники начинают стартовать в среднем на 13—19 мин раньше, чем при попутных и попутно-боковых ($t_d=0.98$ и 0.68). Различия в среднем времени старта всех стай за вечер при этих категориях ветра составляют 11—20 мин ($t_d=1.43$ и 1.03) (табл. 3).

Несмотря на ограниченность материала, специального обсуждения заслуживает вопрос о снижении стартовой активности при наиболее благоприятных для весенней миграции попутных и попутно-боковых ЮЗ, ЗЮЗ и З ветрах. Вполне возможно, что это снижение не отражает реальной картины, а связано с особенностями поведения рябинников при взлете с земли. Как отмечено выше, большинство стай стартуется с лугов и полей к юго-западу от пункта наблюдений. Поскольку при наборе высоты птицы активно движутся против ветра, то при ЮЗ, ЗЮЗ и З направлениях его часть стай, возможно, пролетает над наблюдательным пунктом на большой высоте. При ветрах других направлений и штиле основной набор высоты происходит либо постепенно, либо непосредственно у берега, и поэтому большинство стай пролетает в пределах визуального обнаружения. С другой стороны, нельзя исключать и реальность этого снижения, например, из-за «переноса» стартовой активности у некоторых птиц на ночное время. Выше было показано, что при попутных ветрах (как у поверхности земли, так и на

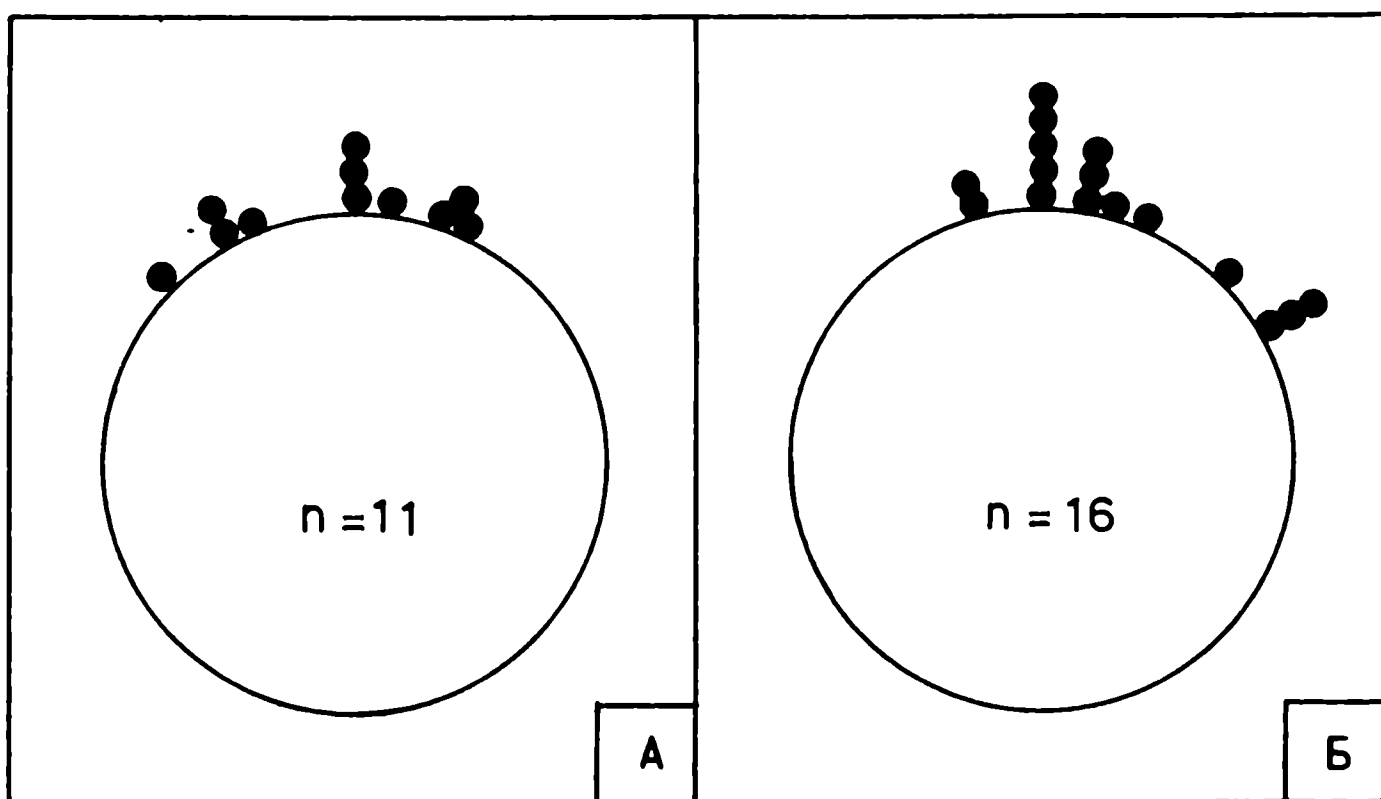


Рис. 5. Распределения направлений полета (направления в которых птицы летят) отдельных стай:

А — стартовая активность до захода солнца; Б — стартовая активность после захода солнца. Каждая точка соответствует направлению полета одной стаи. n — число наблюдавшихся стай

Distributions of flight directions (directions in which the birds fly) of single flocks: А — take-off activity before sunset; Б — take-off activity after sunset. Each dot represents the flight direction of one flock

больших высотах) рябинники стартуют значительно позже, чем при встречных. Это смещение сроков старта представляется нам крайне существенным и заслуживает самого пристального внимания.

5. Направленность полета после старта

В общей сложности 27 стай рябинников, стартовавших в вечернее время в интервале -55 ± 46 мин, прослежены на расстояниях свыше 500—1000 м. Азимуты полета отдельных стай в точках исчезновения находились в пределах угла от 315° до 060° , а среднее направление, вычисленное для всех стай, составило 007° ($r = 0.901$, $z = 21.9^{***}$, критерий Рейли)

На рис. 5, а, б представлены распределения конечных азимутов полета всех 27 стай, составленные отдельно для периодов до захода (среднее время взлетов — 19.3 мин, средняя дата взлетов — 5.04, медиана — 10.04) и после захода солнца (соответственно $+17.9$ мин, 10.04 и 3.04) Анализ их позволяет сделать следующие заключения.

Во-первых, начальный этап полета стай рябинников после старта с земли происходит в двух секторах направлений — $315^\circ - 025^\circ$ (359° , $r = 0.953$, $n = 23$) и $045^\circ - 060^\circ$ (056° , $r = 0.994$, $n = 4$), с явным преобладанием С над СВ—ВСВ. Эти направления близко соответствуют главным курсам весенней миграции в регионе. По данным радиолокационных наблюдений в южной Швеции для дроздов весной характерны два направления транзитной ночной

миграции — С (медиана 001°) и ВСВ (медиана 065°), причем в количественном отношении преобладает ВСВ пролет (Alerstam, 1976). По данным кольцевания на Куршской косе 2 рябинника, помеченные на весеннем пролете, в летнее время того же года были обнаружены к ССВ и СВ в Финляндии и Эстонии (Паевский, 1971)

Во-вторых, СВ—ВСВ направления полета проявляются только у стай, стартующих после захода солнца в интервале $+24 +46$ мин (в среднем $+30.8$ мин), и, по-видимому, не вызваны отклоняющим действием ветра. 31.03 1978 г. две стаи рябинников стартовали через $+24$ мин в направлении 060° при штилевых условиях у поверхности земли и слабом ЗЮЗ ветре. 16.04 1978 г. одна стая начала ночной полет через $+46$ мин также в направлении 060° при СЗ приземном ветре скоростью 3—5 м/с и слабом З ветре на уровне облаков. Наконец, 19.04 1990 г. старт одной стаи в направлении 045° через $+29$ мин происходил при ЮЗ ветре у поверхности земли скоростью 3—4 м/с.

В третьих, среднее направление начальной фазы полета не остается постоянным в течение вечера. Для периода до захода солнца оно составляет около 355° ($r=0.925$, $n=11$), а после захода — 016° ($r=0.908$, $n=16$) и 003° ($r=0.983$, $n=12$) (с учетом и без учета изолированных СВ—ВСВ направлений соответственно). Различия в средних азимутах в обоих случаях статистически не значимы ($F=1.19$ и $F=0.05$, критерий Уотсон-Вильямс). Величина правостороннего смещения среднего направления полета достигает соответственно около 8° и 21° за 37 мин.

6. Старт миграционного полета в темноте

Старт рябинников в темноте наблюдали только в течение одной ночи 14/15.04 1990 г. Три одиночных птицы, определенные визуально и по характерным крикам, взлетали с земли и пересекали освещенное пространство во II, III и VI часах после захода солнца. Принимая во внимание взлет одной стаи в конце I часа после захода, общая продолжительность стартового периода у рябинников в эту ночь достигала 5 ч.

Особенности стартового поведения дроздов ночью 14/15.04 заслуживают специального рассмотрения. В общей сложности старт отмечен у 71 дрозда. Большинство птиц взлетало с деревьев на расстоянии около 200—250 м от наблюдателя, и видовое определение их по силуэтам было затруднено. Свыше 90% дроздов начинало ночной полет молча. Кроме 3 рябинников, с криками взлетели лишь 3 белобровика (*Turdus iliacus*) и 1 певчий дрозд (*T. philomelos*). Частота сигнализации у взлетающих рябинников была очень низкой — всего 5 криков в пределах слышимости.

Во II и III часах ночи наблюдали шесть взлетающих групп дроздов, с числом особей в них от 3 до 11. Мы склонны считать, что эти стаи были составлены рябинниками. Это предположение

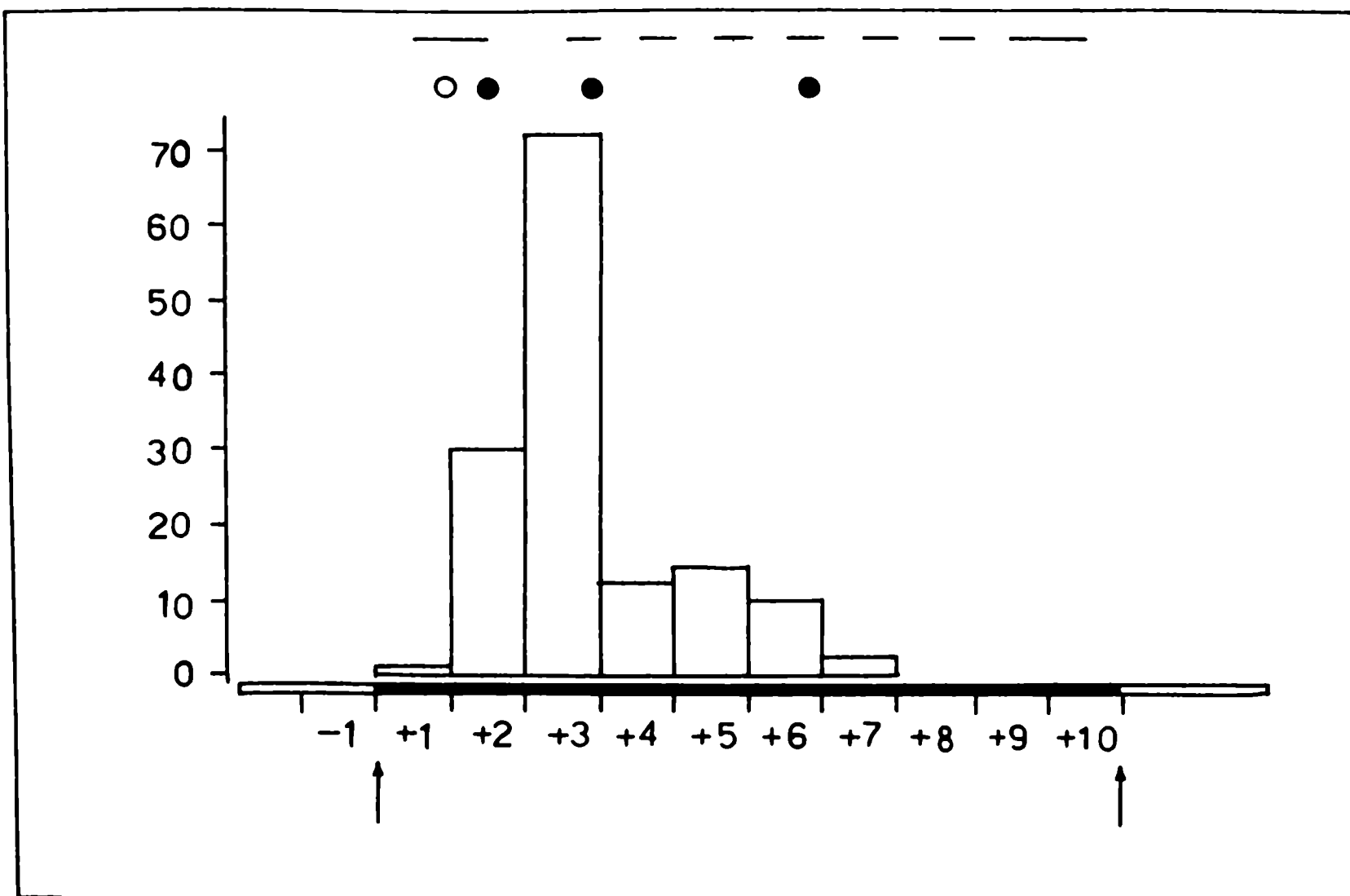


Рис. 6. Ритм стартовой активности дроздов (*Turdus* spp.) ночью 14/15 апреля 1990 г

Абсцисса — часы до (—) и после (+) захода солнца, стрелки указывают время захода и восхода солнца. Ордината — число птиц за 1 ч. Кружки на вершине представляют время взлетов отдельных стай дроздов-рябинников. Линии на вершине представляют сроки визуальных наблюдений

Temporal pattern for the take-off activity of thrushes (*Turdus* spp.) on night 14/15 April 1990

Abscissa — hours before (—) and after (+) sunset. Arrows indicates the time of sunset and sunrise. Ordinate — birds per 1 hour. Dots on top represents the take-off times of fieldfire. Lines on top represents the times of visual observations

основано на том факте, что стартовые взлеты певчих дроздов, белобровиков и черных (*T. merula*) в темное время происходят, как правило, в одиночку, и редко в освещенном пространстве можно видеть одновременно 2—3 птицы. Такой характер поведения у представителей этих 3 видов определяется, по меньшей мере, двумя причинами: во-первых, значительной рассеянностью птиц среди растительности в вечернее время; во-вторых, резким снижением сигнализации у большинства сидящих на земле птиц при наступлении темноты. В отмеченных нами случаях группового старта птицы взлетали с больших деревьев не одновременно, а одна за другой в течение нескольких секунд. Вспышек сигналов при взлетах групп не отмечено.

Как видно из рис. 6, продолжительность стартовой активности дроздов в эту ночь составила более 6 ч, причем 72.5% птиц стартовало в I—III (в основном II—III) часах после захода солнца. 3 из 4 случаев точно отмеченного старта рябинников также приходились на этот период ночи.

Полученные нами данные позволяют утверждать, что рябинники в отдельных случаях начинают миграционный полет в полной

темноте. С учетом наблюдений в вечернее время общая продолжительность периода взлетов с земли достигает у этого вида весной около 7 ч (6 ч 45 мин), охватывая промежуток от —I до +VI часов относительно захода солнца. В темное время суток птицы начинают ночной полет как в одиночку, так, возможно, и группами, причем только редкие особи издают звуковые сигналы в момент взлета.

Специального обсуждения заслуживает вопрос, действительно ли у рябинников старт миграционного полета в темноте происходит редко, тогда как у других видов дроздов (певчего, белобровика и черного) — это обычное явление (по меньшей мере около 260 представителей этих видов взлетело в темноте в течение 45 весенних ночей 1985 и 1990 гг.). Мы склонны считать, что эти различия не соответствуют реальности, а определяются, во-первых, некоторыми особенностями поведения рябинников и, во-вторых, методическими причинами. В частности, можно выделить следующие моменты.

1. Редкость обнаружения взлетов рябинников в освещенной зоне в первую очередь связана с почти полным отсутствием их в окрестностях наблюдательного пункта в большинство вечеров. Практически все птицы концентрировались юго-западнее освещенной зоны на группах больших деревьев, окружающих открытые пространства полей и огородов. Следует отметить, что осенью рябинники часто оставались на ночь в зоне прибрежной растительности, и взлеты их в темноте наблюдали многократно.

2. В отличие от белобровиков, певчих и черных дроздов, размещение рябинников на ночевках, по-видимому, более мозаичное. По этой причине вероятность обнаружения их взлетов в узких световых потоках, создаваемых прожекторами, более низкая, чем у других видов. Как показали наблюдения осенью 1990 г., эффективность обнаружения стартовых взлетов резко возрастает при освещении более обширных пространств.

3. Известно, что представители всех видов дроздов издают при ночной миграции призывные крики (Большаков, 1975), однако, как показали наблюдения в горизонтальном луче прожекторов, многие особи разных видов могут взлететь в темноте без единого крика. Создается впечатление, что рябинники еще в большей степени «молчаливы» при старте (а также при установившемся ночном миграционном полете), чем белобровики, певчие и черные дрозды.

4. Отсутствие у многих особей сигнализации в момент взлета с земли затрудняет опознавание отдельных видов «серых» дроздов по окраске и характеру силуэтов. Возможности визуального определения резко возрастают при использовании широких световых потоков. Применяя осенью 1990 г. одновременно 6 прожекторов, создававших широкую зону интенсивного света над вершинами деревьев, мы в большинстве случаев надежно определяли отдельные виды дроздов по силуэтам и манере полета, а рябинников — дополнительно и по контрастным тонам в окраске спины.

Завершая обсуждение нужно подчеркнуть, что рябинники взлетают в темноте, по-видимому, не каждую ночь. Большое количество этих птиц скопилось на берегу, непосредственно в зоне обнаружения, в вечерние часы 2.04 1990 г после мощной «волны» дневного пролета, однако взлеты их в темноте отсутствовали на протяжении всей ночи (наблюдения в I—X часах после захода солнца).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Миграционные перемещения дроздов-рябинников весной происходят как днем, так и ночью. По нашим данным ночной полет представителей этого вида не является непосредственным продолжением дневного. Лишь в «волновых ситуациях» дневные перемещения частично распространяются и на вечерние часы, однако все птицы прекращают полет не позднее 30 мин до захода солнца. Ночная фаза миграции начинается с вечерних (и ночных) взлетов стай с земли, сопровождаемых набором высоты до нескольких сотен метров с последующим полетом в С и СВ—ВСВ направлениях. Свыше 90% стай взлетает после полного завершения дневных перемещений, а около 97% стартовавших в вечерние часы птиц не прекращают полета вплоть до наступления темноты.

Время начала ночного полета у рябинников весной подвержено значительным колебаниям в пределах одной даты, соседних дней, сезона и между отдельными годами. Даже по оценкам в ограниченном интервале —120 +60 мин относительно захода солнца суммарные подневные колебания времени взлета первых стай составляют 109 мин (от —55 до +54 мин), а в пределах соседних вечеров — 48 мин.

Обнаруженные факты взлетов рябинников с земли в полной темноте, происходящие в течение почти всей первой половины ночи, еще более усложняют проблему. По методическим причинам явление ночного старта у этих птиц пока не удалось подробно количественно исследовать. До сих пор неизвестно: 1) является ли такое поведение обычным для рябинников, 2) может ли вся стартовая активность птиц проявляться позднее +60 мин после захода солнца, и как часто это происходит в течение сезона, 3) каково соотношение численности птиц, стартующих вечером и ночью. По данным единичных наблюдений продолжительность стартового периода в пределах одной ночи может достигать 5 ч. При этом наибольшее число взлетов приходится на II—III часы после захода солнца, а доля птиц, стартующих в вечернее время, ничтожна по сравнению с общим числом взлетающих за ночь. Установленная к настоящему времени общая продолжительность периода, в течение которого рябинники начинают ночной полет весной, достигает 6 ч 45 мин, от —I до +VI часов относительно захода солнца.

Из-за недостатка сведений о стартовом поведении рябинников в темноте большинство представленных в настоящей работе коли-

чественных оценок следует расценивать как предварительные. Тем не менее уже сейчас ясно, что время начала ночной миграции (взлетов первых стай) у представителей этого вида весной строго не фиксировано. Большие колебания сроков начала ночного полета могут быть связаны, в первую очередь, с особой стратегией весенней миграции рябинников — сочетанием дневной и ночной форм перелетной активности.

ЛИТЕРАТУРА

- Большаков К. В. Некоторые особенности звуковой сигнализации мигрирующих ночью птиц (полевые наблюдения) // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц.— Тарту, 1975. Вып. 9. С. 137—147
- Большаков К. В. Исследования весенней ночной миграции птиц в восточной части Финского залива: Автореф. канд. дис.— Л., 1976. С. 3—22.
- Большаков К. В. О комплексном изучении ночной миграции птиц // Методика исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов.— Вильнюс, 1977а. Ч. 1. С. 56—69.
- Большаков К. В. Изучение ночных миграций птиц (методический аспект) // Методы изучения миграций птиц.— М., 1977б. С. 77—96.
- Большаков К. В., Резвый С. П. Предстартовое и стартовое поведение некоторых видов птиц с ночным ритмом миграционной активности // Тезисы докладов VIII Прибалт. орнитол. конф.— Таллинн, 1972. С. 22—24.
- Большаков К. В., Резвый С. П. Наблюдения за поведением птиц в начальный период ночного миграционного полета // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц.— Тарту, 1975. Вып. 9. С. 123—129.
- Большаков К. В., Резвый С. П. Анализ предстартового и стартового поведения зарянки (*Erithacus rubecula* L.) при весенней ночной миграции // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц.— Тарту, 1976. Вып. 10. С. 119—143.
- Люлеева Д. С. Весенние миграции птиц на Куршской косе по данным визуальных наблюдений 1959—1960 гг. // Миграции птиц Прибалтики.— Л., 1967. С. 26—50 (Труды ЗИН АН СССР, т. 40).
- Меженный А. А. Некоторые особенности миграций птиц на Куршской косе по данным визуальных наблюдений 1959—1969 гг. // Миграции птиц Прибалтики.— Л., 1967. С. 3—25 (Труды ЗИН АН СССР, т. 40).
- Паевский В. А. Атлас миграций птиц по данным кольцевания на Куршской косе // Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц.— Л., 1971. С. 3—110 (Труды ЗИН АН СССР, т. 50).
- Alerstam T. Nocturnal migration of thrushes (*Turdus spp.*) in southern Sweden // Oikos, 1976. Vol. 27. P. 457—475.
- Gauthreaux S. A. A portable ceilometer technique for studying low-level nocturnal migration // Bird-Banding, 1969. Vol. 40. P. 309—320.
- Hansen L. Birds killed at lights in Denmark 1886—1939 // Videnskab. Meddelelser, Kobenhavn, 1954. Bd. 116. S. 269—368.
- Hebrard J. J. The nightly initiation of passerine migration in spring: a direct visual study // Ibis, 1971. Vol. 113. P. 8—18.

S u m m a r y

K. V. Bolshakov

EVENING MOVEMENTS AND COMMENCEMENT OF NOCTURNAL MIGRATORY FLIGHT IN THE FIELDFARE (TURDUS PILARIS): PRELIMINARY RESULTS

During the springs of 1977—1990 the initial period of nocturnal migration activity (take-off activity) in the Fieldfare was studied at the Courish Spit (eastern Baltic). Evening visual observations were carried out during 3.0 h, beginning usually 2 h before sunset. On all night hours a horizontally-directed searchlight illuminated birds as they took off from the trees.

Variations of take-off activity times in relation to local sunset were observed during one day, from day to day and in the course of spring. The first flocks began nocturnal flight before sunset, in all instances during the hour preceding sunset. The latest take-off time was 5 h and 50 min after sunset. On one night the duration of take-off activity period was about 5 h.

УДК 598.2/9—11:57.034:612.433.644

В. П. Дьяченко

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ИССЛЕДОВАНИЕ СУТОЧНОГО РИТМА СЕКРЕЦИИ ПРОЛАКТИНА ГИПОФИЗОМ ЗЯБЛИКА (FRINGILLA COELEBS) IN VITRO

Представление о суточной периодичности секреции пролактина у птиц основаны на результатах измерения содержания пролактина в гипофизе. Для проверки правильности трактовки этих результатов, а также в поисках возможности изучения сезонных изменений ритма секреции на меньшем числе птиц предпринято исследование суточной динамики секреции пролактина изолированными гипофизами зяблика в культуральной среде. В процессе инкубации гипофизов среду заменяли свежей через каждые 3 ч и затем определяли в ней концентрацию пролактина с помощью биологического тестирования на голубях. Обнаружены колебания секреции пролактина гипофизом зяблика *in vitro* не от времени вскрытия, а от сезонного физиологического состояния — уровня миграционного ожирения птицы. Эти результаты соответствуют ранее полученным о влиянии миграционного состояния на ритм содержания пролактина в гипофизе. Обсуждаются преимущества использования метода культивирования гипофиза.

В регуляции сезонных процессов у птиц большое значение имеют циркадные ритмы. Многочисленные исследования, проводившиеся на разных видах птиц, показали, что фотопериодические реакции имеют циркадную основу (обзор: Farner, 1975), однако традиционные приемы, применяемые для этой цели, лишь позволяют установить общий принцип, на котором основан механизм измерения длины дня. Но этого явно недостаточно для объяснения всего разнообразия годовых циклов у разных видов, а также популяционных, половых, возрастных и индивидуальных сроков сезонных процессов. Возникает вопрос, связаны ли вариации этих сроков с особенностями циркадных ритмов.

Адаптивное значение свойств циркадных ритмов рассматривалось в работах Пола (Pohl, 1980, 1989), который опирался главным образом на результаты измерения параметров ритма локомоторной активности у видов и подвигов, живущих на разных широтах. Хотя ритм активности и его изменения безусловно отражают состояние циркадной системы, что позволяет использовать его в качестве вспомогательного измерительного ритма при некото-

рых фотопериодических экспериментах, все же большую ценность представляют исследования ритмов секреции гормонов, непосредственно участвующих в регуляции сезонных состояний.

В цикле работ Муртона и др. (Murton et al., 1969, 1970; Murton, 1975) показана тесная связь между свойствами циркадных ритмов гонадотропных гормонов и особенностями репродуктивного цикла. Согласно их данным, та или иная схема годового цикла определяется степенью подвижности циркадных ритмов гонадотропинов.

Один из гормонов, который может участвовать в регуляции сезонных процессов благодаря фазовым сдвигам суточного ритма секреции — пролактин. Представления о сезонных изменениях суточного ритма секреции пролактина основаны на результатах измерения его в гипофизе. Показаны сезонные измерения ритма содержания пролактина в гипофизе у белогорлой зонотрихии *Zonotrichia albicollis* (Meier et al., 1969), у зяблика *Fringilla coelebs*, домового воробья *Passer domesticus* (Дьяченко, 1976) и у индийского воробья *Passer indicus* (Дьяченко, 1990а). Существование суточных ритмов чувствительности к пролактину в отношении регуляции миграционного жиротложения (Meier, Davis, 1967; Дьяченко, 1976) подтверждает, что регуляторная функция пролактина определяется не только сезонными изменениями интенсивности секреции, но и ее суточной динамикой. Более того, все разнообразие эффектов пролактина в годовом цикле птиц может быть в значительной мере понято с позиций хроноэндокринологического подхода (обзор: Дьяченко, Дольник, 1984).

Дальнейший прогресс в этом направлении исследований ограничен целым рядом методических проблем. Так, суточные колебания содержания пролактина в гипофизе обычно рассматривают как проявление периодичности синтеза и секреции гормона, но прямых доказательств этого пока нет. В связи с разработкой радиоиммунологических методов измерения гормонов в крови появилось множество работ, в которых исследовались сезонные изменения уровня пролактина, соответствующие разным стадиям репродуктивного цикла у видов, относящихся к разным отрядам, в том числе и у нескольких представителей отряда воробьиных. у обыкновенного скворца *Sturnus vulgaris* (Dawson, Goldsmith, 1982), беловенечной зонотрихии *Zonotrichia leucophrys* (Hiatt et al., 1987), мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (Silverin, Goldsmith, 1983). Для всех исследованных видов характерно резкое повышение концентрации пролактина в плазме крови в период инкубации, особенно к ее концу. Предпринимавшиеся попытки выявить суточные колебания пролактина в крови не увенчались успехом. У мухоловки-пеструшки, например, во время насиживания кладки уровень пролактина в плазме колеблется на протяжении суток с двумя пиками — утренним и вечерним, но даже в периоды снижения между пиками уровень пролактина значительно превышает таковой в другие сезоны, что расценивается как проявление непрерывной и интенсивной на протяжении суток секреции.

Несмотря на такое явное преимущество радиоиммунологического метода, как его высокая чувствительность, позволяющая определять гормон в небольших пробах крови, взятых у птиц в природе, этот метод, по-видимому, непригоден для обнаружения суточной динамики секреции. Все известные до сих пор и упомянутые выше данные о суточной периодичности содержания пролактина в гипофизе птиц получены с помощью биологического тестирования на голубях, и причина расхождений в результатах, по-видимому, не в том, что в одном случае измерения проводились в гипофизе, а в другом — в крови. Известно, что даже при измерениях в одном и том же материале обнаруживаются существенные различия между результатами биотестирования и радиоиммунологического определения (Nicoll, 1975). В последние годы появились сообщения о том, что гипофизарный пролактин представлен множественными формами (Бутнев, Панков, 1984). Некоторые формы обладают чрезвычайно высокой биологической активностью, измеряемой на голубях, но они оказались неиммунореактивными, т. е. не поддающимися определению радиоиммунологическими методами.

На основании перечисленных фактов при изучении суточных ритмов секреции пролактина следует отдать предпочтение биологическому тестированию. Во-первых, потому, что оно уже оказалось более информативным для обнаружения суточной периодичности. Во-вторых, естественно предположить, что эффективность пролактина в процессе регуляции сезонных процессов обусловлена, скорее его, биологической активностью, чем физико-химическими свойствами. Однако применявшийся метод определения содержания пролактина в гипофизах биологическим тестированием не может достаточно широко применяться для изучения суточных ритмов секреции и их сезонных изменений, так как требует большого числа птиц. Впрочем и для выявления суточных колебаний гормона в крови птиц нужно не меньше, потому что у каждой птицы пробу крови можно взять только один раз за сутки. В любом из этих случаев суточный ритм, полученный в результате измерений от разных особей, оказывается усредненным и искаженным вследствие индивидуальных вариаций параметров ритма.

Для некоторых эндокринных желез показана возможность секреции гормонов в инкубационной среде — *in vitro*. Так, например, гипофиз крысы выделяет в среду лютеинизирующий и фолликулостимулирующий гормоны с периодичностью, близкой к естественной, т. е. *in vivo* (Григорьев и др., 1978). При этом отмечают, что именно таким образом можно получить наиболее точное представление о динамике секреции, так как колебания уровня гормона в крови зависят от множества других факторов (Розен, 1984).

Если гипофиз птицы может выделять в инкубационную среду пролактин с нормальной периодичностью, то это позволило бы определять индивидуальный ритм секреции. Цель данной работы — исследовать суточную динамику секреции пролактина изоли-

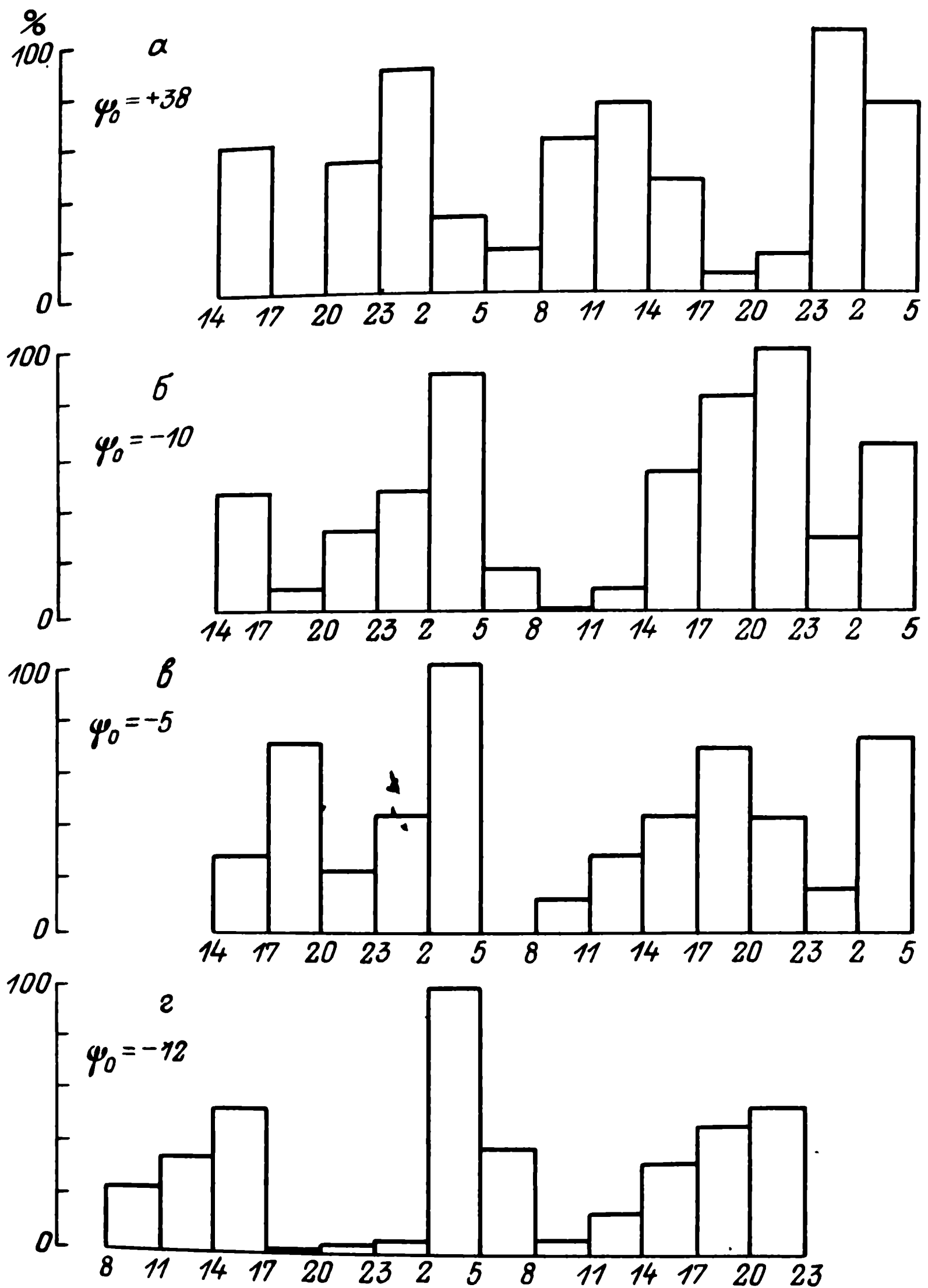
рованным гипофизом зяблика *in vitro* и выяснить, зависит ли он от сезонного физиологического состояния птицы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованы зяблики, пойманные на Куршской косе Балтийского моря в период осенней миграции (октябрь). После нескольких дней привыкания птиц к содержанию в клетках и регистрации их локомоторной активности были выбраны самцы, различающиеся по выраженности миграционного состояния: 1) в осеннем миграционном состоянии, с высоким уровнем жира в подкожных депозитах и с характерным для миграционного периода опережающим фазовым сдвигом суточного ритма активности (Дьяченко, Дольник, 1986); 2) без жировых резервов с характерным для тощих птиц ритмом активности; 3) в постмиграционном состоянии, при котором, несмотря на сохраняющийся еще высокий уровень жирности, ритм активности уже изменен по типу тощих птиц. Вскрытие птиц производилось в разное время суток, что отражено на рисунке. Гипофиз извлекался немедленно после вскрытия и помещался в пробирку, содержащую культуральную среду следующего состава: бикарбонатный рингеровский раствор, сыворотка крови зяблика или эмбриональная телячья сыворотка (10—15%), глюкоза 2 г/л, пенициллин и стрептомицин по 100 ед/мл. Газовый состав — атмосферный воздух. Инкубация проводилась при температуре 37.5 °C. Перемешивание среды достигалось вращением пробирок. Замену среды производили через каждые 3 ч. Измерение концентрации пролактина в среде после инкубации гипофиза проводилось одной из двух модификаций биологического теста на железах зоба голубя. Так как показателем реакции в одном случае служило увеличение массы пролиферировавшего участка зоба, а в другом — толщина эпителия, то для представления результатов в сопоставимой форме они выражены в процентах (0% — минимальные, 100% — максимальные для каждого ритма значения). Результаты представлены относительно местного времени (световой день с 8.00 до 18.40). Для каждой птицы в день вскрытия отмечено время начала локомоторной активности относительно рассвета (Ψ_0). Оно выражено в минутах со знаком (+ или —), в зависимости от того, до или после рассвета соответственно начиналась активность птицы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рисунке показана динамика выделения пролактина в среде гипофизами 4 зябликов, различающихся по признакам миграционного состояния. За время инкубации все гипофизы проявили колебания секреции пролактина с двумя пиками за сутки. Ритмы секреции пролактина гипофизами жирного и тощего зяблика (рис. , а и б) различались. Наиболее интенсивная секреция гипофизом зяблика, находившегося в типичном миграционном состоянии, происходила в начале дня и начале ночи, а пики секреции гипофизом тощего зяблика смещены на более позднее время дня и ночи соответственно. Эти результаты совпадают с полученными ранее результатами измерения пролактина в гипофизах, показавшими максимальные уровни у жирных зябликов в 11 и 23 ч, а



Суточные ритмы секреции пролактина изолированными гипофизами 4 зябликов: а — жирного, в миграционном состоянии; б — тощего, сбросившего миграционный жир, в и г — жирных в постмиграционном состоянии; Ψ_0 — разность фаз между началом светового дня и началом локомоторной активности

Diurnal rhythms of prolactin secretion by isolated pituitaries of four Chaffinches: а) in migratory state with high level of fat; б) lean bird with depleted fat; в and г) with high fat storage in postmigratory state; Ψ_0 is phase angle difference between the dawn and onset of the activity

тощих в 17 и 5 ч (Дьяченко, 1976, 1982). Следовательно, как и предполагалось, суточные колебания уровня пролактина в гипофизе действительно отражают периодичность секреции гормона, характерную для того или иного сезонного состояния птицы. Различиям в ритмах секреции пролактина соответствовали и различия в ритмах локомоторной активности. У жирного зяблика в день вскрытия активность началась на 38 мин раньше, а у тощего на 10 мин позже начала увеличения освещенности в клетках.

В постмиграционный период уровень жировых резервов у зябликов может быть очень высоким. Это связано с условиями содержания птиц в неволе, при которых ограничена возможность траты жира на миграционную активность (Яблонкевич, 1976). В результате внешний признак миграционного состояния (уровень жира в подкожных депо) может сохраняться даже после того, как физиологические процессы, связанные с регуляцией жира, включая состояние циркадной системы, претерпевают изменения. Индивидуальным показателем окончания миграционного состояния в этом случае может служить изменение ритма локомоторной активности, при котором начало активности смещается на более позднее время относительно рассвета, характерное для немиграционного состояния в это время года (Дьяченко, 1990б). При инкубации гипофизов зябликов, имевших высокий уровень жира, но немиграционный тип ритма активности (рис. , в и г), их ритмы секреции оказались сходными с ритмом тощего зяблика (рис. , б). Для всех трех гипофизов характерен четкий пик секреции в интервале времени с 2 до 5 ч ночи и второй, более продолжительный выброс пролактина, при котором секреция постепенно возрастает с середины дня.

При измерениях содержания пролактина в гипофизе (Дьяченко, 1976) в постмиграционный период не обнаружено существенных суточных колебаний, что было расценено как исчезновение ритма. Представленные здесь результаты измерения секреции пролактина *in vitro* показали, что ритм секреции не исчезает, а сдвигается по типу ритма тощих птиц. Амплитуда суточных колебаний при этом не изменяется. Следовательно, прежние результаты можно объяснить лишь тем, что в этот переходный период группа птиц, не отличимых по внешним признакам, была гетерогенной по состоянию циркадной системы. В результате суммарный ритм, благодаря индивидуальным вариациям, оказался сглаженным. Этот пример убедительно демонстрирует важность определения индивидуальных ритмов секреции. При определении суточных колебаний содержания пролактина в гипофизе, как это делалось раньше, характерный для сезонного состояния ритм может быть выявлен на большой группе птиц лишь в том случае, если физиологическое состояние всех птиц одинаково, как, например, в разгар миграции при высоком уровне ожирения, но в переходные периоды такой метод может оказаться неинформативным.

Время вскрытия и соответственно начала инкубации гипофизов

в и 2 различалось, однако по динамике секреции оба могут быть отнесены к постмиграционному типу ритма. Очевидно, что изолированный гипофиз зяблика может проявлять естественный ритм секреции пролактина, характерный для сезонного состояния птицы, независимо от времени вскрытия. Это делает возможным широкое применение техники инкубации гипофиза для изучения особенностей ритма секреции пролактина и роли внешних и внутренних факторов, определяющих его сезонные изменения.

В предпринимавшихся ранее, но с другими целями исследованиях секреции пролактина изолированными гипофизами птиц инкубацию проводили в одном и том же растворе от 2 дней до недели (Nicoll, 1965; Tixier-Vidal, Gourdj, 1972). При этом только гипофиз пекинской утки выделял в среду значительные количества пролактина, а результаты, полученные на других видах птиц, привели к выводу, что изолированные гипофизы не способны к автономному синтезу пролактина. Например, гипофиз голубя за 6 дней инкубации выделял в среду количество пролактина, лишь в полтора раза превышающее исходное содержание его в гипофизе, в то время как гипофизы млекопитающих при тех же условиях выделяют на порядок больше количества гормона. Причину различий объясняли особенностями гипоталамического контроля секреции пролактина у птиц и млекопитающих.

Результаты настоящей работы свидетельствуют о возможности автономной секреции пролактина изолированным гипофизом зяблика. В момент пика за 3-часовой промежуток времени 1 гипофиз выделял количество пролактина, сопоставимое с максимальным содержанием гормона в 6 гипофизах. При нескольких выбросах пролактина за 39 ч инкубации суммарное его количество должно в десятки раз превышать исходное количество в гипофизе. Очевидно, что не только секреция, но и синтез пролактина для каждого из последующих выбросов возможны *in vitro*. Здесь необходимо отметить три отличительные особенности проведения настоящей работы от предшествовавших: она выполнена 1) на другом виде, 2) в инкубационной среде другого состава, 3) при другом режиме смены среды. Хотя видовые различия в способности к автономному синтезу пролактина гипофизом птиц обсуждались в литературе, существование принципиальных различий в механизмах контроля со стороны гипоталамуса представляется маловероятным. Скорее, могли сыграть роль различия в сезонном состоянии у исследованных видов птиц.

При исследовании автономной секреции пролактина гипофизом утки (Tixier-Vidal, Gourdj, 1965) отмечалось, что в среде 199, которую обычно применяют при инкубации гипофиза, не удавалось обнаружить пролактин, и, более того, в этой среде происходила дифференциация клеток гипофиза, зато на других средах секреция пролактина продолжалась на протяжении 2 недель.

Третье из перечисленных обстоятельств (режим смены среды) кажется все же наиболее существенным фактором, влияющим на

динамику секреции изолированным гипофизом. Регулярное обновление среды приближает условия инкубации к естественным, т. е. *in vivo*, так как в организме белково-пептидные гормоны довольно быстро исчезают из крови (Розен, 1984).

ЛИТЕРАТУРА

- Бутнев В. Ю., Панков Ю. А. Множественные формы гипофизарного пролактина, новая гликозилированная форма пролактина с повышенной биологической активностью // Биохимия, 1984. Т. 49. Вып. 11. С. 1828—1839.
- Григорьев М. Ю., Григорьева М. П., Березин А. А., Губарев К. М., Смирнова Т. Ю. О колебательном характере функционирования эндокринной системы. I. Изучение *in vitro* ритма гонадотропных гормонов // Хим.-фарм. журн., 1978 № 2. С. 22—26.
- Дьяченко В. П. Роль сезонных изменений секреции пролактина и чувствительности к нему в регуляции миграционного жиротложения у некоторых видов птиц // Тр. ЗИН АН СССР, 1976. Т. 60. С. 77—88.
- Дьяченко В. П. Суточные ритмы секреции пролактина и регуляция миграционного жиротложения у зяблика *Fringilla coelebs* // Журн. эвол. биохим. физиол., 1982. Т. 18. № 4. С. 241—248.
- Дьяченко В. П. Суточные ритмы содержания пролактина в гипофизе воробьиных птиц на разных стадиях репродуктивного цикла // Орнитология, 1990а Вып. 24. С. 95—101.
- (Дьяченко В. П.) *Dyachenko V. P.* Direct and indirect influences of photoperiod on the activity rhythm of chaffinches during migratory periods // Baltic birds 5. Ecology, migration and protection of Baltic birds.— Riga, 1990b Vol. 1. P. 98—101.
- Дьяченко В. П., Дольник В. Р. Роль пролактина в регуляции сезонных явлений у птиц // Усп. соврем. биол., 1984. Т. 97 Вып. 2. С. 295—308.
- Дьяченко В. П., Дольник Т. В. Зависимость начала и окончания суточной локомоторной активности от осеннего миграционного ожирения у зябликов (*Fringilla coelebs*) // Зоол. журн., 1986. Т. 65. Вып. 9. С. 1430—1432.
- Розен В. Б. Основы эндокринологии.— М., 1984. 336 с.
- Яблонкевич М. Л. Роль липидов в контроле миграционного поведения и веса тела зябликов (*Fringilla c. coelebs* L.) в миграционные периоды // Тр. ЗИН АН СССР, 1976. Т. 60. С. 17—48.
- Dawson A., Goldsmith A. R.* Prolactin and gonadotropin secretion in wild starlings (*Sturnus vulgaris*) during the annual cycle and in relation to nesting, incubation and rearing young // Gen. Compar. Endocrinol., 1982. Vol. 48 N 2. P. 213—221.
- Farner D. S.* Photoperiodic controls in the secretion of gonadotropins in birds // Amer. Zool., 1975. Vol. 15 (Suppl. 1). P. 117—135.
- Hiatt E. S., Goldsmith A. R., Farner D. S.* Plasma levels of prolactin and gonadotropins during the reproductive cycle of Whitecrowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*) // The Auk, 1987. Vol. 104. P. 208—217.
- Meier A. H., Burns J. T., Dusseau J. W.* Seasonal variations in the diurnal rhythms of pituitary prolactin content in the White-throated sparrow, *Zonotrichia albicollis* // Gen. Compar. Endocrinol., 1969. Vol. 12. N 2. P. 282—289.
- Meier A. H., Davis K. B.* Diurnal variations of the fattening response to prolactin in the White-throated sparrow, *Zonotrichia albicollis* // Gen. Compar. Endocrinol., 1967 Vol. 8. N 1. P. 110—114.
- Murton R. K.* Ecological adaptation in avian reproductive physiology // Symp. Zool. Soc. Lond., 1975. Vol. 35. P. 149—175.
- Murton R. K., Bagshawe K. D., Lofts B.* The circadian basis of specific gonadotropin release in relation to avian spermatogenesis // J. Endocrinol., 1969 Vol. 45. P. 311—312.
- Murton R. K., Lofts B., Westwood N. J.* Manipulation of photorefractoriness in the

- house sparrow (*Passer domesticus*) by circadian light regimes // Gen. Compar. Endocrinol., 1970. Vol. 14. P
- Nicoll C. S.* Neural regulation of adenohypophysial prolactin secretion in tetrapodes: Indications from in vitro studies // J. Exp. Zool., 1965. Vol. 158. N 2. P. 203—210.
- Nicoll C. S.* Radioimmunoassay and radioreceptor assays for prolactin and growth hormone: A critical appraisal // Amer. Zool., 1975. Vol. 15. N 4. P 881—903.
- J.* Stability of period and ranges of entrainment // Physiol. Zool. 1980. Vol. 53. N 2. P. 186—198.
- Pohl H.* Properties of the circadian clock of the redpoll *Carduelis flammea*. Physiol. Zool., 1980. Vol. 53. N 2. P. 186—198.
- Pohl H.* Grenzen der Synchronisation circadianer Rhythmen durch Licht bei Vögeln // Vogelwarte, 1988. Vol. 34. P 291—301.
- Silverin B., Goldsmith A. R.* Reproductive endocrinology of free living Pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*): prolactin and FSH secretion in relation to incubation and clutch size // J. Zool. Lond., 1983. Vol. 200. P. 119—130.
- Tixier-Vidal A., Gourdji D.* Evolution cytologique ultrastructural de l'hypophyse du Canard en culture organotypique. Elaboration autonome de prolactine par les explants // C. R. Acad. Sc. Paris, 1965. T. 261. N 3. P. 805—808.
- Tixier-Vidal A., Gourdji D.* Cellular aspects of the control of prolactin secretion in birds // Gen. Comp. Endocrinol., 1972. Suppl. 3. P. 51—64.

Summary

V. P. Dyachenko

STUDIES OF THE DIURNAL RHYTHM OF PROLACTIN SECRETION BY CHAFFINCH'S PITUITARY IN VITRO

The present investigation was performed to determine if the secretion of prolactin by isolated pituitary of the chaffinch occurs with diurnal (circadian) periodicity. Four pituitaries of male chaffinches with different physiological condition during the late autumnal migratory period were studied. In order to reveal diurnal fluctuations the culture media was replaced every 3 hours of incubation. Estimation of prolactin content was carried out by pigeon bioassay. Results have shown that the secretion of prolactin in culture media occurs with diurnal periodicity. Two peaks were revealed during the 24-h cycle. The timing of these peaks depends on the manifestation of the migratory condition of the birds. The peaks of pituitary from the chaffinch in migratory state occurred at the morning and beginning of night. The peaks of postmigratory state were delayed, which was consistent with results of studies of pituitary prolactin content and corresponds to differences in the activity rhythm.

УДК 598.842:591.152

В. М. Лоскот, Е. П. Соколов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ И ОСТРОВНЫХ ПЯТНИСТЫХ СВЕРЧКОВ *LOCUSTELLA* *LANCEOLATA* (TEMMINCK) (*SYLVIIDAE*, *AVES*)

Изучена внутри- и межгрупповая изменчивость 11 линейных и 6 признаков окраски оперения коллекционных экземпляров пятнистых сверчков, добытых на континенте (96 экз.) и островах (37 экз.). Континентальные птицы отличаются от островных более широкими темными пятнами на темени, спине и пояснице. Пятнистый рисунок на вентральной стороне большинства из них также более развит. Степень его развития на подбородке, горле, боках тела, средних и больших нижних кроющих рулевых, как и общая окраска последних (более темная с бурым оттенком или светло-охристая) позволяет отличить каждую континентальную и островную особь во всех нарядах: гнездовом, свежем и обношенном дефинитивном. Желтая окраска вентральной стороны развита не только у части молодых в гнездовом оперении, но и у взрослых континентальных и островных птиц, что позволяет различать белую и желтую морфы. Островные птицы оказались также в среднем более крупными и острокрылыми. Канонический анализ линейных признаков показал, что изменчивость, связанная с полом, в 6 раз меньше географической. Установленные различия позволили выделить островные популяции в особый подвид *Locustella lanceolata hendersonii* (Cassin, 1858), stat. n.

Пятнистый сверчок гнездится на обширной территории лесной зоны Евразии от верховий Камы до побережий Охотского и Японского морей. Северная граница ареала проходит через 60-ю параллель в области Урала, 66—69° с. ш. в Якутии, где частично совпадает с границей лиственных редколесий, достигая наиболее высокого широтного положения в долине Колымы, откуда уходит в юго-восточном направлении к северным и восточным отрогам Колымского хребта и юго-западной части Корякского нагорья (через оз. Таловское и р. Вывенку к побережью Карагинского залива). Южную границу области гнездования определяют встречи птиц близ Тюмени (57° с. ш.), в Барабинской степи (оз. Карачи, 55° с. ш.), северных предгорьях Алтая, южном Предбайкалье и Забайкалье, восточных отрогах большого Хингана и у северного побережья Ляодунского залива (41° с. ш.). Населяет всю Камчатку, Шантарские и южные Курильские острова, Сахалин и Хоккайдо. Возможно, существует поселение в центральной

части о. Хонсю (префектура Гунма, оз. Озе), но сведения о гнездовании в августе-сентябре (?) на склонах Фудзи (2000—2200 м над ур. м.), а также в северной Корее нуждаются в подтверждении.

В Предуралье пятнистый сверчок очень редок и встречается спорадически, на остальной части ареала, особенно на юге Сибири и Дальнем Востоке обычен, местами многочислен. Предпочитает высокотравные луга с кустарниками как возле воды, в долинах рек, по берегам ручьев и озер или среди болот, так и в более сухих местах, на лесных опушках, полянах, гарях и вырубках. В подобных зарослях охотно селится среди редколесий, особенно лиственных, или березовых, но избегает сплошных, сомкнутых лесов. Высоко в горы, как правило, не поднимается: в Колымском нагорье отмечен до верхней границы леса (200—600 м), на северном Алтае — до 800 м, в Сихотэ-Алине, верховьях р. Бикин — до 1300 м, на о. Хонсю — на высоте 1660 м над ур. м.

Дальний мигрант, зимующий на северо-востоке Индии, в Бангладеш, Юго-Восточной Азии и на прилежащих островах: Андаманских, Никобарских и Зондских, к югу до Суматры и Борнео. Весной, в конце апреля — начале июня и осенью, во второй половине августа — октябре мигрирующих птиц регулярно отмечают на трех основных маршрутах: 1) западном континентальном, огибающем с севера и востока Тибетское нагорье и включающем Монголию и центральные районы Китая, 2) прибрежном, расположенном вдоль восточных побережий материка и 3) островном, проходящем через Курильские, Японские, острова Риу-Киу и Филиппинские. Своеобразным перекрестком второго и третьего пролетных путей служит о. Тайвань, и птицы, гнездящиеся на островах, добыты на обоих этих маршрутах. Несмотря на относительно низкие летные качества (короткое закругленное крыло), сверчки способны преодолевать значительные водные преграды: более 20 птиц встречены в штормовую погоду 21.VIII.1963 г. в широкой центральной части Японского моря (Ozawa, 1964).

В связи с довольно скрытным образом жизни вид долгое время был скудно представлен в коллекциях, причем самцы, обычно обнаруживающие себя характерным брачным пением, численно резко преобладали над самками. Ограниченность коллекционных материалов, особенно птиц, добытых в гнездовое время на островах, а также значительная индивидуальная изменчивость окраски оперения и размеров затрудняли оценку географических отличий этих признаков, и монотипичность вида не вызывала сомнений (см.: Птушенко, 1954; Vaurie, 1959; Степанян, 1978, 1990; Wolters, 1980; Watson, 1986). Только Югансен (Johansen, 1954) предпринял попытку выделения более крупной (длина крыла 57—62 мм), светлой и рыжей сверху, менее пятнистой и более охристой снизу расы, названной *L. lanceolata gigantea*. Он описал ее по 2 самцам и 3 самкам, добытым во время пролета на небольшом острове в устье Янцзы (4 экз.) и юге Китая, и высказал предположение,

что эти птицы гнездились в восточной Азии. Однако Вори (Vaurie, 1954, 1955), тщательно изучивший типовую серию и другие сборы в коллекции Британского музея естественной истории, показал несостоятельность подобного выделения. Вместе с тем новые сборы птиц из Забайкалья, Приморья, Колымского нагорья, Камчатки и особенно Сахалина и Курильских островов, пополнившие в последние годы основные хранилища России и Украины, позволили более детально изучить особенности изменчивости окраски оперения и размеров птиц, установить существенные морфологические отличия между континентальными и островными сверчками и обосновать выделение островного подвида.

МЕТОДИКА

Для анализа внутривидовой изменчивости окраски оперения и размеров тела использованы 133 шкурки птиц из коллекции Зоологического института РАН (102 экз.), зоологических музеев Московского (14 экз.) и Киевского (4 экз.) университетов и Института зоологии АН Украины (13 экз.), включая сборы авторов на Кунашире и Шикотане (16 экз.), Нижнем Амуре и в южном Забайкалье (9 экз.). Благодаря любезному содействию доктора П. Р. Колстона изучены также паратипы *L. l. gigantea* Johansen, 1954 из Британского музея естественной истории (Тринг) с этикетками: 1) «♂, Schaweishan Island, E. China, June 11, J. D. La Touche, Reg. № 1912.12.15.185» и 2) «♀, Schaweishan Island, E. China, June 11, J. D. La Touche, Reg. № 1912.12.15.187».

Большинство сверчков добыто в местах гнездования в июне-июле, причем самцы в 2.7 раза многочисленнее самок (табл. 1). Относительно велика доля особей с неустановленным полом (21 экз.), использованных исключительно для анализа окраски оперения. У остальных 112 экз. изучена также изменчивость 11 линейных внешнеморфологических признаков и «индекса хвоста». Все измерения (подробнее см. раздел «Размеры») выполнены В. М. Лоскотом при помощи штангенциркуля с точностью до 0.1 мм.

Статистический анализ. В соответствии с полом и местом добычи (континент или острова) выделены 4 группы птиц. Соотношение межгрупповой и внутригрупповой изменчивости установлено при помощи канонического (множественного дискриминантного) анализа с использованием усредненной внутригрупповой корреляционной матрицы. В обобщенные расстояния Махаланобиса вносилась поправка на численность. Статистический анализ выполнен по программам, написанным Б. А. Козинцевым.

ОКРАСКА ОПЕРЕНИЯ

Анализ окраски оперения проведен с учетом места добычи (континент или острова), пола, возраста (особи в гнездовом и дефинитивном наряде) и состояния оперения взрослых птиц (обношенное летнее или свежее осеннее). В соответствии с этими тре-

Таблица 1

Распределение изученных птиц ($n=133$) в зависимости от возраста, пола, времени и места добычи

Distribution of examined birds ($n=133$) with relation to age, sex, season and locality

Возраст, пол Age, sex	Месяцы — Months						Всего Total
	V	VI	VII	VIII	IX	X	
Континентальные — Mainland							
Взрослые: Adults:							
самцы males	6	18	16	4	3	—	47
самки females	2	5	1	2	2	—	12
Молодые: Young:							
самцы males	—	—	—	6	5	—	11
самки females	—	—	—	3	3	2	8
Пол неизвестен: Sex unknown:							
взрослые adults	—	4	2	2	—	2(+1)*	11
молодые young	—	—	—	5	2	—	7
Островные — Insular							
Взрослые: Adults:							
самцы males	—	10	10	4	—	—	24
самки females	—	2	6	—	1	—	9
Молодые: Young:							
самки females	—	—	—	—	1	—	1
пол неизвестен sex unknown	—	—	2	1	—	—	3

* Еще одна взрослая особь добыта 4.XII.1879 г на зимовке в Таиланде.

One more adult specimen was obtained on Dec. 4, 1879, at a wintering location in Thailand.

бованиями материал был разбит на 10 групп (островные птицы в свежем оперении не представлены), о численности которых дает представление табл. 1. Сезонные изменения окраски учитывались в линейном ряду, в котором место экземпляра определяла календарная дата его добычи.

Изучена изменчивость следующих основных признаков:

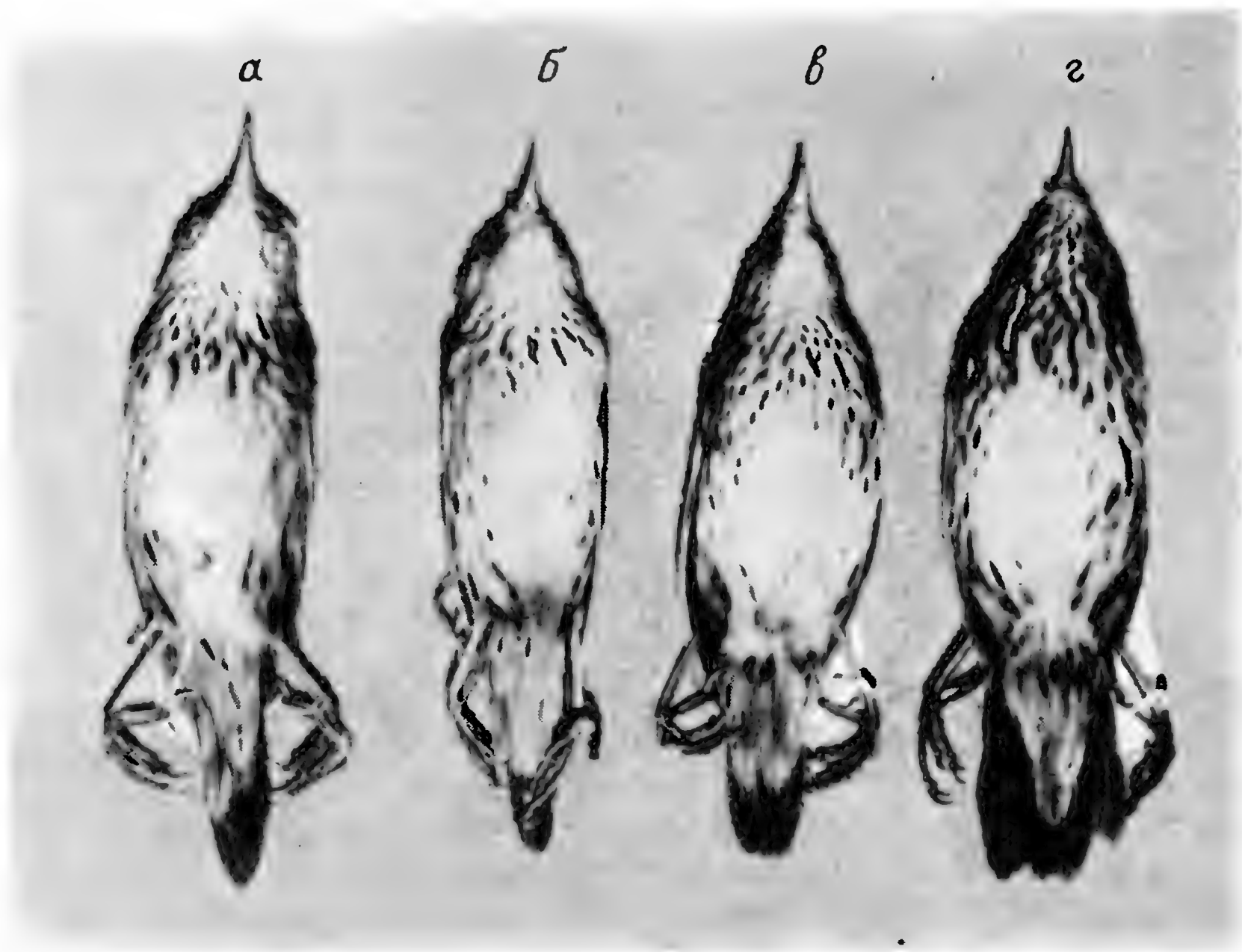


Рис. 1. Основные типы развития пятнистого рисунка у континентальных сверчков:
 а — молодая птица в гнездовом оперении с хорошо развитым рисунком; взрослые особи в летнем оперении со слабо (б), хорошо (в) и максимально (г) развитым рисунком

Principal types of spotted pattern development in mainland Lanceolated Warbler.
 а — young bird in nestling plumage with well developed pattern; adult specimens in summer plumage with poorly (б), moderately (в) and heavily (г) developed pattern

1) окраска светлых кайм на верхней стороне тела, 2) ширина темных пристержневых пятен на темени, спине и пояснице, 3) общая окраска мелкого оперения на нижней стороне тела, 4) интенсивность развития охристой окраски на боках тела, 5) степень развития пятнистого рисунка на нижней стороне тела и нижних кроющих рулевых (НКР), 6) окраска НКР.

С связи с существенным таксономическим значением степени развития пятнистого рисунка на вентральной стороне (рис. 1 и 2) его структурные элементы были рассмотрены отдельно на 8 различных участках оперения: в области подбородка, горла, груди, на боках тела (грудной и брюшной отделы), малых, средних и больших (центральных) НКР. Выделены следующие элементы рисунка, отличающиеся формой и локализацией:

- 1) точки на подбородке и горле;
- 2) узкие (0.1—0.3 мм) штрихи — короткие (1.0—1.5 мм) на подбородке, горле и верхней части груди и длинные (до 8 мм) на средних и больших НКР;
- 3) продолговатые пятна шириной 0.8—1.5 мм, короткие (до

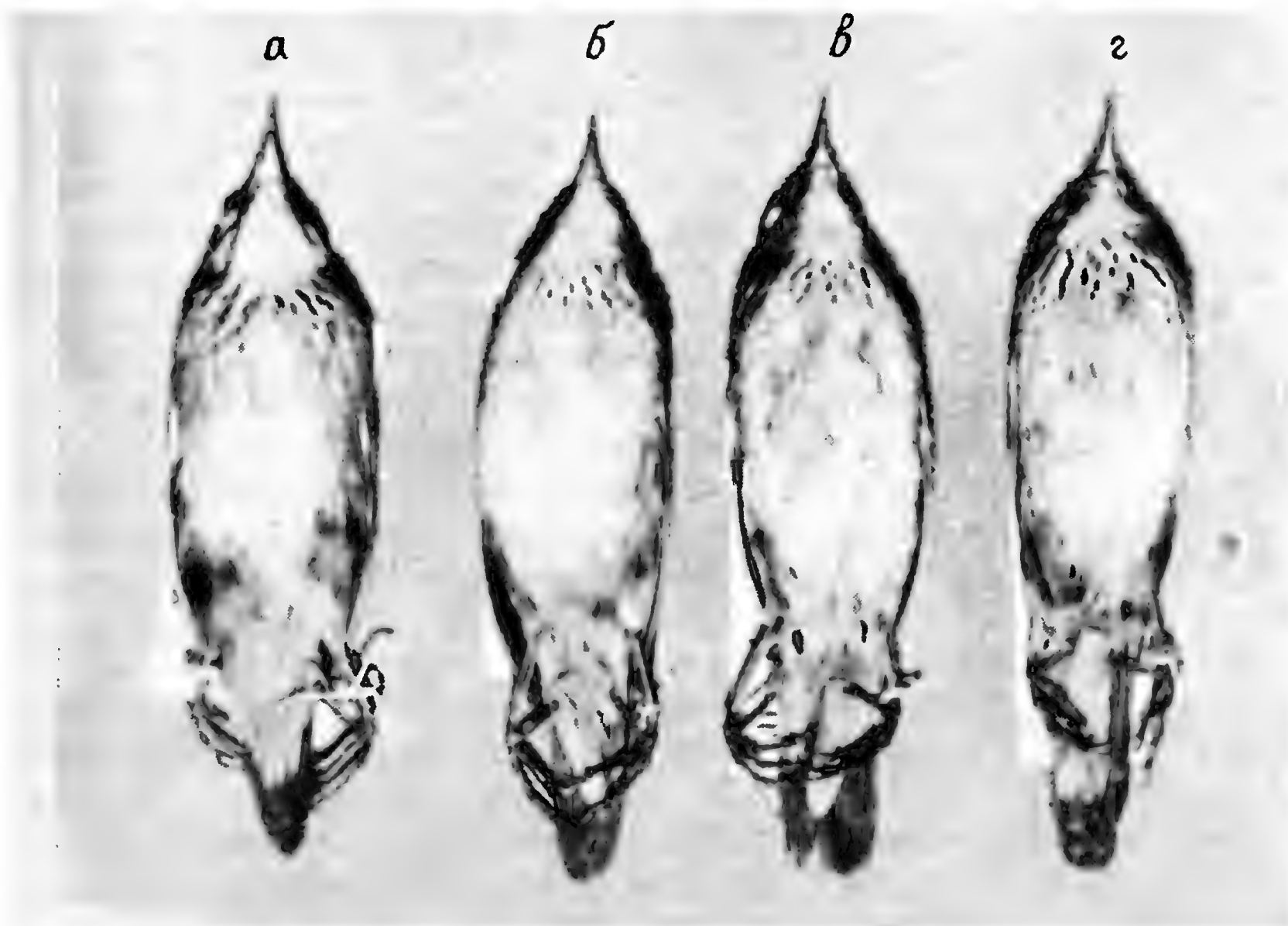


Рис. 2 Основные типы развития пятнистого рисунка у островных сверчков
Обозначения см. рис. 1

Principal types of spotted pattern development in insular Lanceolated Warbler
See fig. 1 for legend

3 мм) на груди и малых НКР, средней величины (до 5 мм) на боках тела (грудной отдел) и средних НКР;

4) узкие (до 1.2 мм) и длинные (до 8—10 мм) пятна на средних и больших НКР;

5) широкие (до 2.5 мм), удлинённые (до 7 мм) ланцетовидные пятна на боках тела, особенно их брюшном отделе.

Гнездовой наряд. Структурно отличается от свежего дефинитивного лишь большей рыхлостью мелкого оперения. Кроме того, для элементов пятнистого рисунка на нижней стороне характерны нерезкие, размытые края, особенно на боках тела (см. рис. 1 и 2, а), у взрослых птиц они четкие и резкие (см. рис. 1 и 2, б—г). Эти признаки позволяют уверенно различать годовиков и птиц старше года в конце лета и осенью.

К признакам ювенильного оперения относили также желтую окраску вентральной стороны (Птушенко, 1954; Bub, Dorsch, 1988). Однако степень ее развития значительно варьирует, и среди 26 континентальных птиц (пол см. табл. 1) можно выделить 4 группы: 1) желтая окраска не развита, поэтому горло, центральная часть груди и брюшко белые (8 экз.); 2) слабый желтый оттенок присутствует только на горле и центральной части груди (5 экз.);

3) горло и грудь бледного зеленовато-желтого цвета, в меньшей степени развитого и на брюшке (9 экз.) 4) горло и грудь с сернисто-желтым оттенком, середина брюшка окрашена менее ярко, но заметно интенсивнее, чем у птиц предыдущей группы (4 экз.) Среди молодых островных сверчков одна самка относится к 4-й группе, остальные 3 экз. — к 3-й группе. Сходные варианты окраски нижней стороны тела, хотя и другим их численным соотношением, выражены также у взрослых птиц (подробнее см. с. 59), что позволяет говорить о существовании у этого вида белой и желтой морф. Подобная изменчивость описана и у других представителей рода. Например, три молодых обыкновенных сверчка (*L. naevia*) были лишены желтого пигмента на нижней стороне, присутствовавшего у остальных трех особей этого же выводка (Heinroth и Heinroth, 1924—1926). У молодых таежных сверчков (*L. fasciolata*) оперение на горле и брюшке, лишенное бурой окраски, варьирует от почти белого до сернисто-желтого (Нейфельдт, Нечаев, 1978).

Изменчивость окраски оперения верхней стороны тела и пятнистого рисунка на нижней стороне у молодых и взрослых птиц сходны и будут рассмотрены в следующем разделе.

Наряды половозрелых особей. Летнее оперение изучено у 47 континентальных самцов и 10 самок, а также 24 островных самцов и 8 самок.

Индивидуальная изменчивость окраски верхней стороны тела проявляется в развитии коричневато-охристого оттенка на светлых каймах, более заметном на нижней части мантии и пояснице. Частично эти отличия связаны с процессами неравномерного изнашивания и выцветания перьев, но они сохраняются до конца лета. Коричневый оттенок максимально развит у самца, добытого 8.VIII на Камчатке, в меньшей степени он присутствует еще у 6 континентальных самцов и одной самки, 3 островных самцов и 1 самки. В гнездовом наряде (26 континентальных и 4 островных птицы), окраской близкому свежему оперению половозрелых сверчков, коричневато-охристый оттенок отчетливо выражен у всех особей, но и в этой группе можно выделить более коричневые экземпляры: 7 континентальных и 1 островной.

Большинство континентальных птиц отличается от островных более широкими черными приствольными пятнами на темени, спине и пояснице и, соответственно, более узкими светлыми каймами, поэтому континентальные сверчки выглядят сверху более пестрыми и пятнистыми. Эти отличия хорошо заметны и у молодых в гнездовом наряде.

Не менее изменчива окраска нижней стороны, лишь частично согласующаяся с окраской верха. Общей желтизной среди континентальных самцов вновь выделяется упомянутая особь с Камчатки, у которой подбородок, горло, центр груди и брюшко окрашены в яркий сернисто-желтый цвет. Бледный зеленовато-желтый оттенок на этих участках оперения присутствует еще у 14 континентальных самцов, 2 самок и 3 островных самцов, у остальных

изученных особей, включая всех островных самок, эти партии оперения белые. Таким образом, доля желтых особей среди половозрелых континентальных сверчков более чем в 2 раза ниже, чем их доля среди птиц в гнездовом оперении (29.8% против 69.2%). Возможно, молодые птицы, отнесенные нами ко второй и, частично, третьей группе (см. с. 58), утрачивают желтый оттенок на подбородке, горле и груди после первой линьки. Доля желтых половозрелых островных сверчков еще ниже, не более 10%.

Среди островных птиц чаще встречаются особи (15 самцов, все самки), у которых чистый рыжевато-охристый цвет широко развит на боках тела и заходит на грудь, нередко образуя здесь сплошную перевязь, и на боковые части брюшка. Для половозрелых континентальных птиц такие «рыжебокие» особи менее характерны (только 10 самцов и 3 самки), причем бока у них более темные, часто с бурым оттенком. Среди континентальных птиц в гнездовом наряде охристая перевязь на груди выражена у всех особей, хотя и отличается интенсивностью окраски. На боках тела охристый с бурым оттенком цвет хорошо развит у 14-особей, максимально — у 5 экз., как и у всех 4 молодых островных птиц.

Наиболее четко различия между континентальными и островными сверчками проявляются в развитии пятнистого рисунка. Его изменчивость в целом на всех участках оперения от подбородка до кроющих рулевых оценена по 3-балльной шкале: рисунок развит слабо, хорошо и максимально (см. рис. 1 и 2). Среди континентальных птиц рисунок первого типа имеют 5 самцов, 2 самки и 4 juv., рисунок второго типа — соответственно 32, 5 и 13, третьего типа — 10, 3 и 9. Среди островных сверчков рисунок первого типа развит у 8 самцов, 5 самок и 1 juv., второго — 12, 2 и 3, третьего — у 4 самцов и 1 самки. Такая обобщенная оценка пятнистости позволяет разделить большинство континентальных (типа 2 и 3) и островных (типа 1 и 2) сверчков. Ошибки в определении возможны только при сравнении наименее пятнистых континентальных птиц (см. рис. 1, б) с максимально пятнистыми островными (см. рис. 2, г), однако вероятность ошибки резко уменьшается, если сравнивать окраску дифференцированно, на различных участках оперения.

Так, на подбородке и горле рисунок не развит у всех островных птиц (см. рис. 2, а—г), а также у части континентальных: 12 самцов, 3 самки, 8 juv. Еще у 14 самцов, 4 самок и 10 juv. с континента он развит слабо (см. рис. 1, б), у остальных 21 самца, 3 самок и 8 juv. штрихи и точки расположены на всей поверхности подбородка и горла (см. рис. 1, г).

Выделение групп в соответствии с развитием рисунка на груди в целом совпадает с оценкой его изменчивости на всей вентральной стороне.

На боках тела в грудном отделе все половозрелые континентальные сверчки имеют пятна, крупные (см. рис. 1, г) — у 28 самцов и 7 самок, меньшей величины (см. рис. 1, в) — у остальных

птиц. Среди островных особей крупные пятна имеют только 3 самца, мелкие — 6 самцов и 3 самки, остальные 15 самцов и 7 самок лишены рисунка (см. рис. 2, б, в). У континентальных птиц в гнездовом оперении крупные штрихи четко выражены у 9 экз., мало заметны у 6 экз., не заметны у 11 экз., как и у 4 островных молодых.

На боках тела в брюшном отделе крупные ланцетовидные пятна хорошо развиты (см. рис. 1, а—г) у всех континентальных половозрелых особей, 6 juv. и 7 взрослых островных самцов (см. рис. 2, г). Еще у 11 островных самцов и 5 самок они слабо выражены (см. рис. 2 б, в), как и у 14 juv. с континента, и отсутствуют у 6 островных самцов, 3 самок и 6 континентальных молодых.

На малых НКР темные пристержневые пятна развиты (см. рис. 1, а—г) у всех континентальных птиц, а также у 13 островных самцов и самок. На средних НКР штрихи или пятна (см. рис. 1, а, г) присутствуют у 36 континентальных самцов, 8 самок, 20 juv., и только у 3 островных самцов заметны лишь следы штрихов. На больших НКР элементы рисунка четко выражены (см. рис. 1, а, г) у 24 континентальных самцов, 6 самок и 6 juv., в то время как у всех островных птиц они полностью отсутствуют (см. рис. 2 а—г).

К важным диагностическим признакам относится также общая окраска НКР — более темная, с бурым оттенком у континентальных птиц (см. рис. 1), светлая, чистого рыжевато-охристого цвета у островных. Ширина белых вершинных кайм значительно колеблется у птиц обеих групп.

О полностью сформированном свежем осеннем оперении взрослых сверчков дают представление только 2 экз.: самец и особь с неизвестным полом, добытые 22.IX.1963 и 8.X.1926 в южном Приморье. Коричневато-охристый оттенок на каймах верхней стороны развит у них гораздо сильнее, чем летом, как и рыжевато-охристый цвет на груди и боках тела, особенно у самца, который относится к сверчкам «коричневого» варианта окраски. Элементы рисунка на подбородке и груди выражены четко, на боках тела и НКР частично прикрыты более широкими, чем летом, светлыми каймами и менее заметны.

В завершение раздела подчеркнем, что совокупность описанных различий признаков окраски оперения позволила определить каждую континентальную и островную особь во всех нарядах, хотя, очевидно, в Приморье и на Сахалине могут быть встречены птицы смешанного происхождения с промежуточным типом окраски.

ЛИНЬКА

Сведения о линьке пятнистых сверчков немногочисленны и противоречивы. Птушенко (1954) полагал, что взрослые птицы полностью меняют оперение дважды в году: в октябре-ноябре и в марте-апреле, у молодых же частичная с включением рулевых

перьев линька протекает в сентябре-декабре, полная — в марте-апреле. По мнению Свенсона (Svenson, 1984) как взрослые, так и молодые птицы имеют неполную «летнюю» и полную «зимнюю» линьки. Сведения о полной линьке у зимующих сверчков обобщил Вильямсон (Williamson, 1968). У части особей она начинается в январе (самка, утратившая хвост, отмечена 22.I на Малайском полуострове), но птицы в обношенном оперении встречаются в Бирме до марта. У особей, добытых на Андаманских островах, в Бирме и южном Вьетнаме (Намбо) в конце марта — начале апреля, а также в центральном Вьетнаме 28.IV, отмечены различные стадии полной линьки, преимущественно от 7-й до 10-й.

Вместе с тем, 8.IX.1929 близ Благовещенска добыта самка (колл. ЗИН РАН), у которой происходит очень интенсивная смена всего оперения: 1-е — 5-е ПМ — новые, 6-е — 7-е — растут ($1/2$), 8-е — отсутствует, 9-е и 10-е — старые, завершается рост рулевых, большая часть мелкого оперения в виде пеньков и кисточек. Об интенсивной линьке этого экземпляра писал Штегман (Stegmann, 1931).

Изученные коллекционные материалы содержат новые сведения о линьке. Все добытые в конце лета и осенью первогодки (13 экз. в августе, 10 в сентябре и 2 в первой декаде октября) несут гнездовой наряд без каких-либо признаков его смены. Среди взрослых 5 континентальных самцов, 2 самок и 2 особей с неустановленным полом, как и 4 островных самцов, добытых в августе, приступил к линьке (3 стадия) только самец от 7.VIII с Кунашира. В группе сентябрьских птиц, кроме упомянутой самки от 8.IX, линяет еще один самец из среднего Приамурья, добытый 1.IX. Он завершает очень интенсивную полную линьку: преобладает свежее оперение, но одновременно еще дорастают 7-е ПМ в правом крыле, все (!) рулевые, НКР, а также часть оперения на горле. Еще 1 самец, добытый 22.IX в окрестностях Уссурийска, полностью завершил смену оперения, тогда как другие 4 птицы (по одному самцу и самке с континента и островов) к линьке не приступали. Из 2 птиц с неустановленным полом, добытых 6 и 18.X на юге Приморского края, первая завершает линьку (11-я стадия: пеньки и кисточки только на подбородке, горле и затылке), вторая несет полный свежий наряд. В обношенном оперении находится взрослая континентальная особь, добытая 4.XII в Таиланде.

Таким образом, молодые сверчки улетают из мест рождения в гнездовом наряде и впервые линяют, вероятно, уже на зимовках. Часть взрослых птиц юго-восточных популяций (среднее Приамурье, Приморье, острова) успевает полностью сменить оперение в августе — начале октября, до осенних миграций. Остальные взрослые особи, особенно западных и северо-западных популяций, покидают места гнездования в обношенном оперении, которое меняют, вероятно, один раз в году на зимовках, в январе — начале мая.

РАЗМЕРЫ

Кроме 5 традиционных линейных признаков, включающих длину крыла, хвоста, цевки, клюва от оперения и ноздри, использованы 6 других измерений, связанных преимущественно с формой крыла, особенно его вершиной, а также «индекс хвоста». Последний признак, как и величина 10-го первостепенного махового (ПМ) использованы в сравнительном описании изменчивости размеров различных видов сверчков (Vub, Dorsch, 1988) и поэтому включены в наш анализ.

Таким образом, размеры каждого экземпляра характеризуют следующие 12 внешнеморфологических признаков:

1) длина крыла или его хорда, измеренная от карпального сустава до вершины наиболее длинного 8-го ПМ на сложенном, ровном крыле;

2) длина 1-го второстепенного махового (ВМ) от карпального сустава до вершины пера, которая нередко используется как показатель ширины крыла;

3) длина хвоста от основания центральной пары рулевых до вершины одного из них;

4) длина цевки от вырезки между *tibia* и *metatarsus* до основания среднего пальца;

5) длина клюва от оперения лба;

6) длина клюва от переднего края ноздри;

7) ширина клюва на уровне переднего края ноздри;

8) величина 10-го ПМ по отношению к кроющим ПМ — расстояние между его вершиной и вершиной наиболее длинного кроющего ПМ, имеет отрицательное значение, когда 10-е ПМ короче кроющих, положительное — когда оно длиннее кроющих;

9) превышение 8-го ПМ над 9-м ПМ; } расстояние между
10) превышение 8-го ПМ над 7-м ПМ; } вершинами соответ-
11) превышение 7-го ПМ над 6-м ПМ; } ствующих перьев

12) «индекс хвоста» — отношение длины хвоста к длине крыла, выраженное в процентах.

В соответствии с географическим распространением (континент и острова) и полом выделены 4 группы птиц. Результаты измерений приведены в табл. 2.

Коэффициенты внутригрупповой корреляции (средневзвешенные по 4 группам) в большинстве случаев оказались низкими (табл. 3), причем корреляции между признаками 1 и 12, 3 и 12, а также 5 и 6 относятся к ложным, поскольку размеры хвоста и крыла входят в «индекс хвоста», а длина клюва от переднего края ноздри служит составной частью длины клюва от оперения лба. К истинным корреляциям относятся средние по величине положительные связи между размерами крыла и хвоста (признаки 1, 2, 3).

Путем одновременного анализа внутригрупповых и межгрупповых корреляций найдены 3 канонических вектора (табл. 4).

Размеры ($\bar{X} \pm Sx, lim$) пятнистых сверчков (мм)
Dimensions (mean $\pm$ standard error, range) of Lanceolated Wapblers (mm)

№№	Признак * Character	Континентальные птицы Mainland birds		Островные птицы Insular birds	
		самцы (n=58) males	самки (n=20) females	самцы (n=24) males	самки (n=10) females
1.	Длина крыла Wing length	55.64 $\pm$ 0.23 52.2—60.1	55.78 $\pm$ 0.51 52.3—60.7	57.76 $\pm$ 0.29 55.8—60.6	57.59 $\pm$ 0.39 55.9—59.7
2.	Длина 1-го ВМ 1st S length	41.38 $\pm$ 0.13 39.3—42.9	41.19 $\pm$ 0.20 40.1—42.9	42.08 $\pm$ 0.27 39.9—44.6	41.94 $\pm$ 0.46 40.1—44.7
3.	Длина хвоста Tail length	45.28 $\pm$ 0.22 41.8—48.7	45.45 $\pm$ 0.45 42.1—48.8	46.36 $\pm$ 0.38 42.1—49.6	46.71 $\pm$ 0.41 44.7—48.6
4.	Длина цевки Tarsus length	18.13 $\pm$ 0.08 17.1—19.9	17.93 $\pm$ 0.11 17.2—19.1	18.72 $\pm$ 0.10 17.9—19.9	18.84 $\pm$ 0.22 17.9—19.8
5.	Длина клюва от оперения Exposed culmen length	9.43 $\pm$ 0.05 8.6—10.2	9.17 $\pm$ 0.11 8.1—9.9	9.34 $\pm$ 0.08 8.4—10.1	9.56 $\pm$ 0.14 8.9—10.5
6.	Длина клюва от ноздри Culmen length from nostril	7.74 $\pm$ 0.06 6.7—8.9	7.49 $\pm$ 0.09 6.8—8.2	7.66 $\pm$ 0.08 6.7—8.4	7.60 $\pm$ 0.07 7.2—7.9
7.	Ширина клюва ** Bill width **	3.02 $\pm$ 0.02 2.6—3.4	3.02 $\pm$ 0.04 2.6—3.3	3.11 $\pm$ 0.03 2.9—3.3	3.19 $\pm$ 0.05 2.9—3.4
8.	10-е ПМ *** 10th P ***	—0.34 $\pm$ 0.17 (—3.2) — (+3.4)	0.14 $\pm$ 0.20 (—2.2) — (+1.6)	—0.07 $\pm$ 0.23 (—1.8) — (+2.6)	0.56 $\pm$ 0.32 (—1.3) — (+1.8)
9.	Превышение 8-го ПМ над 9-м ПМ 8th P longer than 9th P	1.07 $\pm$ 0.08 0.0—2.7	1.01 $\pm$ 0.10 0.0—1.9	0.65 $\pm$ 0.12 0.0—1.9	1.16 $\pm$ 0.17 0.0—1.9
10.	Превышение 8-го ПМ над 7-м ПМ 8th P longer than 7th P	1.58 $\pm$ 0.06 0.4—2.4	1.66 $\pm$ 0.12 0.6—2.4	1.81 $\pm$ 0.11 0.6—2.7	1.78 $\pm$ 0.07 1.4—2.1
11.	Превышение 7-го ПМ над 6-м ПМ 7th P longer than 6th P	2.19 $\pm$ 0.07 1.3—4.2	2.04 $\pm$ 0.12 1.1—2.9	2.16 $\pm$ 0.09 1.4—2.9	2.09 $\pm$ 0.10 1.8—2.7
12.	Отношение длины хвоста к длине крыла, % Tail length to wing length ratio, %	81.42 $\pm$ 0.40 75.0—89.3	81.52 $\pm$ 0.61 77.0—87.6	80.26 $\pm$ 0.49 74.1—83.7	81.11 $\pm$ 0.67 76.9—83.7

* ПМ — первостепенные маховые (P — primaries); ВМ — второстепенные маховые (S — secondaries)

** У переднего края ноздри (Measured at the anterior edge of nostril).

*** Расстояние между вершинами 10-го ПМ и наиболее длинного кроющего ПМ (Distance between the tips of 10th P and longest primary covert).

Таблица 3
Усредненная внутригрупповая корреляционная матрица (взвешенные средние коэффициенты корреляции)
Pooled within-group correlation matrix (weighted average correlation coefficient)

Признак * Character												
1	1											
2	0.48	1										
3	0.52	0.48	1									
4	0.30	0.10	—0.01	1								
5	0.04	—0.20	—0.06	0.20	1							
6	0.30	0.10	0.19	0.23	0.52	1						
7	0.03	0.07	—0.08	0.00	0.07	0.00	1					
8	—0.09	0.03	0.07	—0.09	0.05	—0.09	—0.06	1				
9	—0.11	—0.10	—0.02	—0.22	—0.27	—0.14	—0.11	—0.29	1			
10	0.21	—0.12	0.09 •	0.17	0.05	—0.14	—0.06	—0.11	0.05	1		
11	0.17	—0.14	—0.03	0.18	0.25	0.05	—0.11	—0.03	—0.11	0.15	1	
12	—0.30	0.11	0.64	—0.29	—0.09	—0.05	—0.13	0.15	0.06	—0.08	—0.19	1

* Обозначения см. табл. 2
See table 2 for legend.

Элементы первых трех канонических векторов: коэффициенты корреляции с исходными признаками

The first three canonical vectors: correlation with original variables

Признак * Character	Вектор — Vector		
	I	II	III
1	0.30	0.14	—0.52
2	—0.08	0.22	0.55
3	0.50	—0.53	0.19
4	0.63	0.26	0.26
5	0.20	0.76	0.15
6	—0.47	—0.07	0.37
7	0.39	0.17	—0.16
8	0.28	0.20	—0.56
9	0.11	0.87	—0.33
10	—0.02	—0.19	0.02
11	—0.20	0.09	0.23
12	—0.24	0.62	—0.33
Собственные значения Eigenvalue	27.54	7.32	4.59
Доля в общей измен- чивости Percentage of variance	69.81	18.55	11.64

* Обозначения см. табл. 2.
See table 2 for legend.

В I векторе (70% суммарной изменчивости) основную роль играют длина хвоста и цевки с положительными нагрузками и длина клюва, измеренная от ноздри, с отрицательной нагрузкой.

Во II векторе (18% суммарной изменчивости) птицы с высокими значениями «индекса хвоста», длины клюва, измеренной от оперения, длинным 9-м ПМ и коротким хвостом противостоят особям с обратным сочетанием признаков.

В III векторе (12% суммарной изменчивости) бóльшие значения имеют сверчки с более широким, но коротким крылом и маленьким 10-м ПМ.

Координаты центроидов групп приведены в табл. 5. Первый вектор дифференцирует континентальных самцов и самок (отрицательные значения) от островных самцов и самок (положительные значения). Второй вектор, очевидно, не подлежит содержательной интерпретации (представляет «статистический шум»). Третий вектор разграничивает континентальных и островных самцов (положительные значения) от континентальных и островных самок (отрицательные значения). Взаимоположение групп в системе I и III векторов показано на рис. 3.

Таблица 5

Координаты центроидов групп
Centroid co-ordinates

Группа Group	Вектор — Vector		
	I	II	III
Конт. самцы Mainland males	—0.60	0.21	0.17
Остр. самцы Ins. males	1.03	—0.54	0.31
Конт. самки Mainland females	—0.40	—0.43	—0.65
Остр. самки Ins. females	1.82	0.94	—0.39

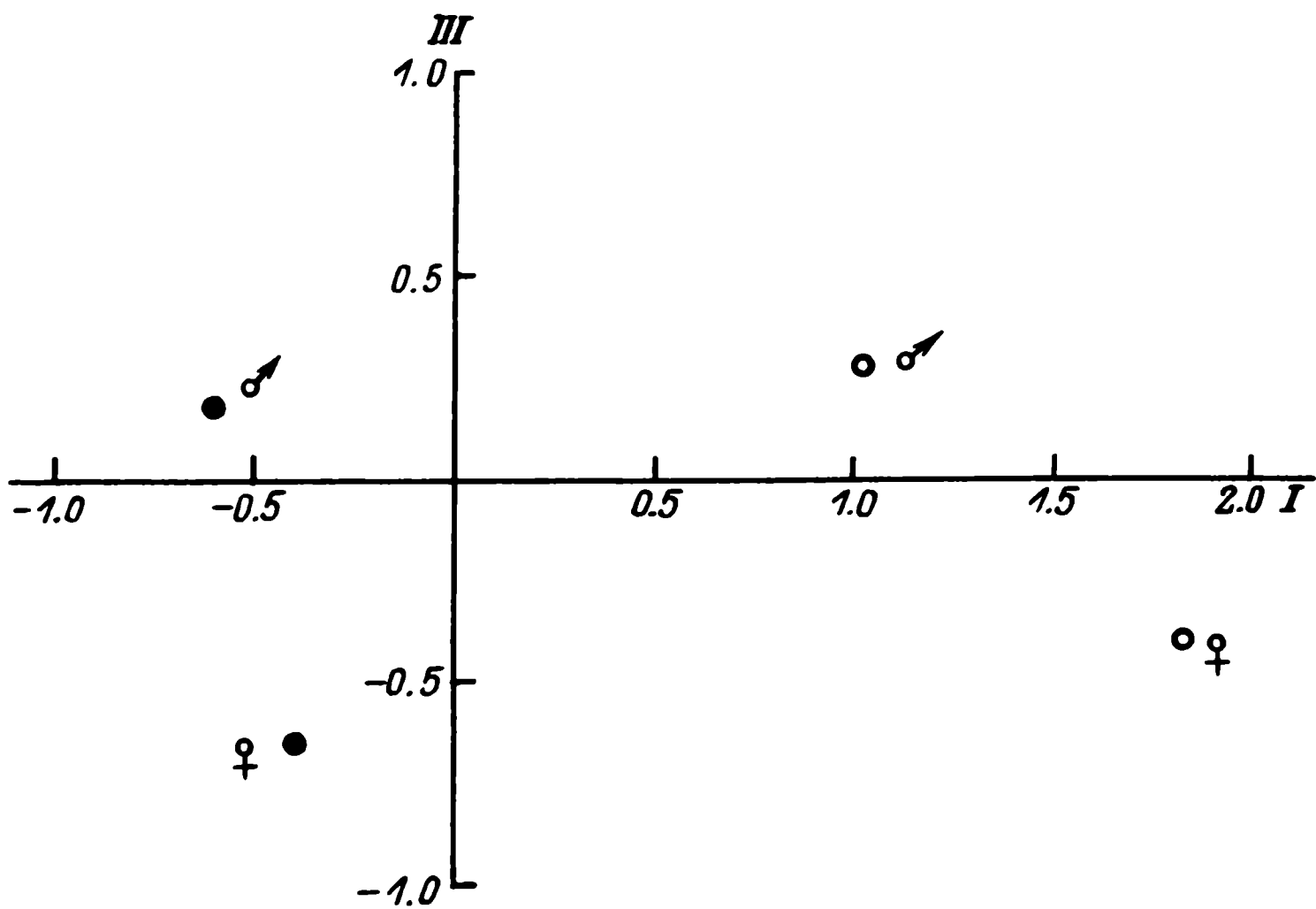


Рис. 3. Взаимоположение групп в системе I и III канонических векторов
Темный кружок (black dot) — континентальные птицы (mainland birds), светлый (open dot) — островные птицы (insular birds)

Position of groups on canonical vectors I and III

Как следует из данных табл. 4, доля географической изменчивости почти в 6 раз выше доли изменчивости, связанной с полом (70% и 12%).

Обобщенные расстояния между группами с поправкой на численность показаны в табл. 6. По сумме признаков континентальные самцы ближе всего расположены к континентальным самкам, наибольшее расстояние — между континентальными самцами и островными самками.

Таблица 6

Обобщенные расстояния Махаланобиса между группами
 Mahalanobis' distances between groups

Группа Group	Остр. самцы Ins. males	Конт. самцы Cont. males	Конт. самки Cont. females
Конт. самцы Mainland males	2.52		
Конт. самки Mainland females	1.88	0.30	
Остр. самки Ins. females	1.58	5.28	5.08

Относительно некоторых признаков, изменчивость которых обсуждалась ранее (Johansen, 1954; Vaurie, 1954, 1955; Bub, Dorsch, 1988), следует отметить, что размах индивидуальной изменчивости длины крыла у континентальных птиц заметно выше, чем у островных и составляет для самцов 7.9 мм ($V=3.2\%$) против 4.8 мм ($V=2.5\%$), самок — 8.4 мм ($V=4.1\%$) против 3.8 мм ($V=2.2\%$), причем среди континентальных сверчков доля длиннокрылых особей (58—60 мм) наиболее высока у птиц из северо-восточной части ареала (Колымское нагорье, Камчатка). Большинство особей, населяющих южную часть области гнездования, характеризуют крылья средней или небольшой длины (менее 57 мм). Морфологически сходные птицы численно преобладают также в Западной Сибири, хотя они совершают наиболее дальние перелеты и должны быть более длиннокрылыми. Отмеченное морфологическое сходство, возможно, свидетельствует об относительно недавнем появлении вида в западной части ареала, но для выяснения особенностей географической изменчивости размеров континентальных сверчков необходим анализ более представительных материалов.

Величина 10-го ПМ колеблется в широких пределах и связана с полом птиц. У трети континентальных и островных самцов и соответственно у 45% и 40% самок вершины 10-го ПМ и наиболее длинного кроющего ПМ совпадают, еще у 28—29% самцов и 35% континентальных и 50% островных самок 10-е ПМ длиннее кроющих. Наиболее резко половые отличия выражены среди птиц с 10-м ПМ, меньшим, чем кроющие ПМ: в группе континентальных сверчков такие самцы оказались вдвое многочисленнее самок (39.6% и 20%), среди островных их доля, возможно, еще выше (37.5% и 10%).

Характеризуя форму вершины крыла, следует отметить значительную изменчивость длины 9-го ПМ. В каждой из 4 групп многочисленны птицы, у которых вершина 9-го ПМ расположена между вершинами 8-го и 7-го ПМ. Особи с более длинным 9-м, равным 8-му ПМ, встречаются сравнительно редко: по 1 экз. среди континентальных и островных самок, 4 экз. — среди континентальных

самцов, однако их доля среди островных самцов достигает трети (8 экз.). Не представляют редкости также птицы, у которых 9-е ПМ равно 7-му: 3 и 9 особей среди островных и континентальных самок, 5 и 24 среди самцов. Таким образом, особи с относительно коротким 9-м ПМ среди континентальных птиц встречаются почти вдвое чаще, чем среди островных (42.3% и 23.5%). Еще у двух континентальных самцов и одного островного 9-е ПМ короче 7-го, а у одного континентального самца оно равно 6-му ПМ. Общая изменчивость длины 6—9-го (см. табл. 2) свидетельствует о том, что островных самцов и самок отличает от континентальных птиц не только в среднем более длинное, но и острое крыло.

МАССА (г)

Сведения о массе ограничены. **Континентальные птицы**, пролетные: *ad* ♂ Сахалин, 15.VI — 11.3 (колл. МГУ), ♀ о. Юрий, Курильские острова, 22.IX — 11.3, juv. ♂ Охотское побережье, устье р. Немуй, 10.IX — 14.0 (колл. ЗИН РАН); гнездовые: *ad* ♂♂ Среднее Приамурье, 30.V—9.VIII — 10.0, 10.1, 10.3, 10.4 (2), 10.5, 10.6, 10.7, 11.0, 11.8 (данные И. А. Нейфельдт, по Bub, Dorsch, 1988), Колымский хребет, р. Такор, 16.VII — 11.9 (колл. ЗИН РАН), среднее ($n=11$) — 10.7 ± 0.19 ; ♀ Якутия, Сунгарский район, 7.VIII — 10.8 (колл. МГУ). **Островные птицы**, пролетные: *ad* ♀ Шикотан, 1.IX — 10.9 (колл. ЗИН РАН); гнездовые *ad* ♂♂ Кунашир 17.VI—16.VIII — 11.4, 11.6 (2), 12.4, 12.7, 12.8, 13.4 (данные Е. П. Соколова и А. М. Соколова), 15—18.VII — 11.9, 12.1, 12.2 (данные М. В. Калякина, колл. МГУ), 7.VIII — 13.0 (колл. ЗИН РАН), среднее ($n=11$) — 12.3 ± 0.19 ; ♀♀ Кунашир, 19.VI — 12.1, 12.9 (данные Е. П. Соколова), 18.VIII — 13.8 (колл. МГУ). Различия в массе континентальных и островных самцов, добытых летом в сходные сроки, достоверны ($P < 0.001$)

СТРУКТУРА ВИДА И НОМЕНКЛАТУРА

Установленные отличия между континентальными и островными сверчками дают все основания для выделения островного подвида. Часть из них (например, основные отличия окраски оперения курильских птиц) описаны давно (Bergman, 1935), некоторые (более охристая окраска и меньшая пятнистость на нижней стороне тела) присутствуют в диагнозе *L. l. gigantea* Johansen, 1954.

Значительная индивидуальная и, как теперь известно, географическая изменчивость окраски и размеров, наряду с ограниченностью коллекционных материалов в начальный период изучения вида, привели к тому, что он был описан неоднократно. Причем, за исключением одного описания (*Sylvia lanceolata* Temminck, 1840) все остальные основаны не на гнездящихся, а на пролетных и зимующих птицах, как континентальных, так и островных.

В ряде случаев описания достаточно полные и содержат необходимые сведения о степени развития пятнистости на различных участках оперения, включая вентральную сторону и НКР, а также окраске последних. Они позволяют с достаточно высокой вероятностью определить принадлежность типов к островным или континентальным популяциям. С континентальными особями, очевидно, связаны такие названия, как *Locustella minuta* Swinhoe, 1863a и *Locustella subsignata* Hume, 1873. Несомненно, к ним же относится один из изученных нами паратипов *L. lanceolata gigantea* Johansen, 1954, а именно ♀, колл. N1912.12.15.187, у которой, за исключением белого подбородка, сильно развита пятнистость на остальных участках оперения нижней стороны и НКР, как у птицы на рис. 1, г. В то же время, другой паратип, ♂, колл. N1912.12.15.185 имеет типичную для островной формы окраску, близкую особи, изображенной на рис. 2, в. Таким образом, типовая серия *L. l. gigantea* включает как континентальных, так и островных птиц, но голотип, «♀ ad, 2 Juni 1911, Shaweishan Island, E. China; La Touche. Brit. Mus. Reg. N1912.12.15.186», судя по диагнозу, более соответствующему островным сверчкам, вероятно, относится к последним. По-видимому, к островным птицам принадлежит также голотип *Luscinia hendersoni* Cassin, 1858. В оригинальном описании упоминается бледный красноватый оттенок на боках брюшка и НКР, более характерный для птиц островных популяций, а также сравнительно длинное крыло (57.2 мм). Как сообщает Сибом (Seebohm, 1890), изучивший этот экземпляр в коллекции Филадельфийского музея, добыт он на юге Хоккайдо в октябре 1857 г., и имеет пятнистость на груди и нижней части горла, а также на НКР. Время добычи не исключает пребывания на Хоккайдо пролетной континентальной птицы, но косвенным подтверждением ее островного происхождения служит также мнение Свайно (Swinhoe, 1863b), что *Luscinia hendersoni* хорошо соответствует описанному им *Locustella macropus*, в диагнозе которого (Swinhoe, 1863a) упоминается «очень немного слабо выраженных пятен на груди и их отсутствие на боках тела и нижних кроющих хвоста». Сходные данные сообщает Юм (Hume, 1863) в описании *Locustella subsignata* континентального происхождения: «Ближе всего он расположен к *L. hendersoni*, от которого, однако, резко отличается сильно развитой пятнистостью нижней поверхности».

Приведенные данные свидетельствуют о том, что приоритетным названием для обозначения островного подвида *L. lanceolata* следует считать *L. l. hendersoni* (Cassin, 1858), и структура вида выглядит следующим образом.

Locustella lanceolata (Temminck, 1840) — Пятнистый сверчок

Locustella lanceolata lanceolata (Temminck) — Сибирский пятнистый сверчок

Sylvia lanceolata Temminck, 1840, Manuel d'Ornith., ed. 2, 4, p. 614. («Mayence» [ошибочно, типовая местность: Россия]).—

Locustella minuta S w i n h o e , 1863a, Proc. Zool. Soc. London, p. 93. («Амоу» [о. Амой = Сямынь, Юго-Вост. Китай; описание пролетной птицы, добытой 18 мая]).— *Locustella subsignata* H u m e , 1873, Stray Feathers, p. 409. («Andamans, Port Blair» [подробное описание 2 зимующих птиц]).

Д и а г н о з В летнем наряде темные пятна на верхней стороне довольно широкие, на нижней стороне тела и нижних кроющих рулевых пятнистый рисунок также хорошо развит, в том числе на боках тела, отчего вся птица выглядит более пестрой и пятнистой в сравнении с островными сверчками. Охристые бока тела и нижние кроющие рулевых более темные, с бурым оттенком. Размеры значительно варьируют, но в среднем птицы меньше островных (см. табл. 2).

Р а с п р о с т р а н е н и е Вся континентальная часть ареала вида от верховий Камы до побережий Охотского и Японского морей, включая Камчатку, а также Шантарские острова.

Locustella lanceolata hendersonii (Cassin), stat. n.— Островной пятнистый сверчок

Luscinia hendersonii C a s s i n , 1858, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., p. 194 («Hakodadi, Island of Jesso, Japan» [юг о. Хоккайдо, подробное описание добытой в октябре пролетной птицы]).— *Locustella macropus* S w i n h o e , 1863a, Proc. Zool. Soc. London, p. 93 («Амоу» [о. Амой = Сямынь, Юго-Вост. Китай, описана пролетная птица, добытая 31 мая]).— *Locustella lanceolata gigantea* J o h a n s e n , 1954, J. Ornith., 95, S. 92 («Shaweishan Island, E. China [о. Шавейшан в устье Янцзы, голотип — пролетная ♀ ad, добытая 2 июня]).

Д и а г н о з В летнем оперении темные пятна на верхней стороне узкие, на нижней стороне тела пятнистый рисунок развит слабо. Его элементы отсутствуют на подбородке, верхней части горла, средних и больших нижних кроющих рулевых, часто также на боках тела. Охристая окраска на боках тела и нижних кроющих рулевых светлая, с чистым розоватым, не бурым оттенком. В среднем более крупные и острокрылые птицы (см. табл. 2).

Р а с п р о с т р а н е н и е Сахалин, южные Курильские острова к северу до о. Итуруп включительно*, Хоккайдо, возможно, также о. Хонсю.

Значительное внешнее морфологическое сходство, особенно окраски оперения, и почти замещающие друг друга ареалы свидетельствуют о близком родстве пятнистого (*L. lanceolata*) и обыкновенного (*L. naevia*) сверчков. Портенко (1960) даже рассматривал пятнистого сверчка лишь как подвид обыкновенного — *L. naevia lanceolata*. Бóльшее сходство менее пятнистого островного подвида, *L. lanceolata hendersonii*, и *L. naevia*, возможно, свидетельствует о близости островного подвида к предковой для

* Северные пределы распространения по Курильской гряде требуют уточнения.

обоих видов форме. Резкую пятнистость оперения номинативного подвида, *L. l. lanceolata*, населяющего континент, следует рассматривать как его апоморфный признак.

Авторы глубоко благодарны кураторам коллекций доктору П. Р. Колстону (P. R. Colston), П. С. Томковичу, Л. М. Писаревой и Л. В. Шевченко за предоставление возможности работы с материалами и Б. А. Козинцеву за помощь в проведении статистического анализа.

ЛИТЕРАТУРА

- Нейфельдт И. А., Нечаев В. А. Таежный сверчок, *Locustella fasciolata* (Gray) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1978. Т. 76. С. 61—93.
- Портенко Л. А. Птицы СССР, ч. 4.— М.—Л. 1960. 415 с. (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР, вып. 69).
- Птушенко Е. С. Род *Locustella* Каур, 1816. Птицы Советского Союза.— М. 1954. Т. 6. С. 239—271.
- Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные Passeriformes.— М. 1978. 392 с.
- Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны СССР.— М. 1990. 727 с.
- Bergman S. Zur Kenntnis Nordasiatischer Vögel.— Stockholm, 1935. 268 p.
- Bub H., Dorsch H. Kennenzeichen und Mauser europäischer Singvögel, 4. Teil. Cistensänger, Saisensänger, Schwirle, Rohrsänger (*Cisticola*, *Cettia*, *Locustella*, *Acrocephalus*).— Wittenberg Lutherstadt, 1988. 221 S. (N. Brehm Büch. 570).
- Cassin J. Catalogue of birds collected by A. A. Henderson, M. D., U. S. Navy, at Hakodadi, Island of Jesso, Japan, with notes and description of new species // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1858. P. 191—196.
- Heinroth O. und Heinroth M. Die Vögel Mitteleuropas.— Berlin, 1924—1926. Bd. 1. 339 S.
- Hume A. *Locustella subsignata*, Sp. Nov. // Stray Feathers, 1873. Vol. 1. P. 409—410.
- Johansen H. Die Vögelfauna Westsibiriens // J. Ornith., 1954. Jg. 95, H. 1/2. S. 64—110.
- Ozawa K. The grasshopper-warblers, *Locustella lanceolata* and *L. ochotensis*, obtained at sea in the central Japan Sea // Misc. Rep. Yamashina Inst., 1964. No 21. P. 55—57.
- Seebohm H. The birds of the Japanese Empire.— London, 1890. 386 p.
- Stegmann B. K. Die Vögel des dauro-mandschurischen Übergangsgebietes // J. Ornithol., 1931. Jg. 79. H. 2. S. 137—236.
- Svenson L. Identification guide to European Passerines.— Stockholm, 1984. 312 p.
- Swinhoe R. On new and little-known birds from China // Proc. Zool. Soc. London, 1863a. P. 87—94.
- Swinhoe R. Notes on the ornithology of Northern Japan // Ibis, 1863b. Vol. 5. No 20. P. 442—445.
- Temminck C. J. Manuel d'Ornithologie, ed. 2.— Paris, 1840. Vol. 4. P. 306—691.
- Vaurie Ch. Systematic notes on Palearctic birds. No 10 Sylviinae: the genera *Cettia*, *Hippolais* and *Locustella* // Amer. Mus. Novitates, 1954. No 1691. 9 p.
- Vaurie Ch. Systematic notes on Palearctic birds. No 18 Supplementary notes on Corvidae, Timaliinae, Alaudidae, Sylviinae, Hirundinidae and Turdinae // Amer. Mus. Novitates, 1955. No 1753. 19 p.
- Vaurie Ch. The birds of the Palearctic fauna. Passeriformes.— London, 1959. XII + 762 p.
- Williamson K. Identification for ringers 1. The genera *Cettia*, *Locustella*, *Acrocephalus* and *Hippolais*.— Oxford, 1968. 80 p. (Brit. Trust. Orn., Field guide No 7. 3-d ed.).
- Wolters H. Die Vögelarten der Erde.— Hamburg-Berlin, 1980. Lfg 5. S. 321—400.

Summary

V. M. Loskot, E. P. Sokolov

TAXONOMY OF THE MAINLAND AND INSULAR LANCEOLATED WARBLERS, *LOCUSTELLA LANCEOLATA* (TEMMINCK) (SYLVIIDAE, AVES)

Intra- and inter-group variability of 11 linear dimensions and 6 characters of plumage colour were studied on museum specimens of the mainland ($n=96$) and island ($n=37$) Lanceolated Warblers. Mainland birds, as compared to insular ones, differ by having broader dark spots on crown, mantle and rump. They also have a more developed spotted pattern on the ventral side. This pattern on chin, throat, body sides, medium and greatest lower under tail-coverts as well as overall colour of under tail-coverts (darker with brown tinge or light ochrous-buff) allows to distinguish every mainland and island specimen in all plumages: juvenile, fresh and worn definitive. Yellow shade on the ventral side is developed not only in some young birds in nesting plumage, but in adult mainland and island birds, which makes it possible to separate a white and a yellow morphs. The island birds are also larger and have more pointed wings than mainland ones. The canonical analysis of linear dimensions showed the geographical variation to be six times as large as the sex-associated variation. Considering this gap in size and colour of plumage along with the geographical isolation, it is appropriate to recognize the insular subspecies *Locustella lanceolata hendersonii* (Cassin, 1858), stat. n.

УДК 598.842:591.526

В. А. Паевский

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПАРАМЕТРЫ СЛАВКИ-ЗАВИРУШКИ (SYLVIA CURRUSA) И ВОПРОСЫ ОЦЕНКИ ВЫЖИВАЕМОСТИ МЕЛКИХ ПТИЦ

Среднегодовая и ежегодная выживаемость и ожидаемая продолжительность жизни определены двумя методами (стохастическая модель Джолли—Сибера и метод составных демографических таблиц) по данным кольцевания и повторных отловов славков-завирушек в течение 32 лет на Куршской косе Балтийского моря. Выяснено, что среднегодовая выживаемость взрослых птиц находится в пределах 40—48%, ожидаемая продолжительность жизни составляет 1.17 года после достижения половозрелости, максимальная продолжительность жизни 8 лет. Различия в выживаемости, определенной разными методами, незначительны. Автор полагает, что межгодовые колебания величины выживаемости мелких птиц, вычисляемые по модели Джолли—Сибера, нельзя признать достоверными. Обсуждается введение нового термина «сохраняемость» и другие вопросы демографии птиц в связи с критической статьей А. В. Бардина (1990).

Славка-завирушка — один из самых обычных видов воробьинообразных птиц лесной зоны Евразии. Популяционно-экологические исследования этого вида на Куршской косе Балтийского моря проводятся уже в течение многих лет (Виноградова, 1978, 1983; Паевский, 1985; Соколов, 1988 и др.). Первое определение уровня среднегодовой смертности в этой популяции (Паевский, 1985) сделано по данным кольцевания до 1978 г. Настоящее сообщение основано на гораздо большем материале и затрагивает ряд общих проблем определения демографических параметров в связи с критической статьей Бардина (1990).

Среди демографических параметров уровень смертности (или обратная ей величина — уровень выживаемости) — один из основных. Соотношение между плодовитостью и смертностью определяет всю динамику численности популяций. Попытки определения величины смертности птиц начаты в тридцатых годах нашего века по данным индивидуального мечения — кольцевания. На протяжении более 30 лет основными способами определения уровня смертности были разные варианты метода составных демографических таблиц (обзоры см. Коли, 1979; Паевский, 1985), одна-

ко основные допущения этого метода (уровень возврата колец и уровень выживаемости зависят только от возраста птиц, но не зависят от ежегодных особенностей внешних условий жизни) не могут считаться реалистичными биологически. Со времени публикации первых работ по стохастической модели анализа данных повторных отловов (Jolly, 1965; Seber, 1965, 1973) появились возможности оценок ежегодной выживаемости как по данным возврата колец с мертвых птиц (Brownie et al., 1978), так и по данным повторных отловов живых (Pollock, 1981; Buckland, Baillie, 1987; Clobert et al., 1987). Методы, разработанные Брауни с соавторами (Brownie et al., 1978; Brownie, Robson, 1983), к сожалению, почти невозможно применять к видам из отряда воробьинообразных, поскольку доля возврата колец у этих птиц, как правило, не превышает 1%.

Для многолетних данных отлова, мечения и повторных отловов птиц наиболее пригодна, как обычно считается, стохастическая модель Джолли—Сибера, разработанная одновременно и независимо друг от друга (Jolly, 1965; Seber, 1965). Исходно эта модель основывалась на допущении, что каждая особь имеет одну и ту же вероятность поимки в любой выборке, и одну и ту же вероятность выживания в любом периоде времени, независимо от возраста и особенностей условий поимки. Впоследствии модель неоднократно развивали в направлении ее использования для определения выживаемости, зависимой от возраста. Наиболее генерализованным вариантом, пригодным для использования разных данных, явилась эта модель в варианте Поллока (Pollock, 1981).

Следует заметить, что основной целью статьи является определение именно выживаемости птиц. О введении нового термина «сохраняемость» см. «Обсуждение».

Автор выражает свою признательность всем коллегам — сотрудникам биологической станции Зоологического института на Куршской косе за возможность использовать в нижеследующем анализе коллективные многолетние материалы, в сборе которых автор принимал участие, начиная с 1959 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отлов птиц на Куршской косе сотрудниками биологической станции проводится с 1957 г. стационарными «рыбачинскими» ловушками (Дольник, Паевский, 1976). Отлов птиц ведется круглосуточно, с апреля до ноября ежегодно. В настоящей статье анализируются материалы отлова, в том числе и повторного отлова окольцованных здесь же славок-завирушек. Описание природных условий места исследования и всех деталей методов контроля популяции дано ранее на примере популяции зяблика, *Fringilla coelebs* (Дольник, Паевский, 1982).

Всего за 32 года исследований (1957—1988) поймано и окольцовано 8980 славок-завирушек, из них 1160 особей ловились по-

вторно; всего было 1677 повторных отловов как в год кольцевания, так и в последующие годы. Определение пола у славки-завирушки возможно лишь у размножающихся птиц по размерам клоаки и степени выраженности наседных пятен (наседные пятна присущи особям обоего пола), поэтому среди повторно пойманных птиц, использованных для расчетов выживаемости по методу составных таблиц, пол определен у 75% птиц, а при расчетах параметров за каждый год пол не учитывался.

Для определения выживаемости использована модель Джолли—Сиберы в варианте Поллока (Pollock, 1981) по данным отлова за 1967—1987 гг., и для сравнения выживаемость определена методом составных динамических таблиц по данным отлова за 1957—1988 гг. Исходные допущения модели Поллока следующие: 1) в течение ряда лет каждый год (т. е. период времени, в течение которого птица остается в одном и том же возрастном классе) существует одно и то же время отлова, в нашем случае — летние месяцы; 2) и выживаемость, и вероятность поимки варьируют в зависимости от возраста птиц и от условий года; 3) каждый год в изучаемой популяции существует возможность иммиграции и эмиграции. Разработана эта модель была на примере возврата в гнездовую область канадских казарок (*Branta canadensis*), и уровень выживаемости означал, что часть птиц (как взрослых, так и молодых) выжила в течение года и вернулась в место мечения. Поскольку для молодых птиц большинства видов условие возвращения всех выживших в место рождения нереально (тем более для мелких певчих птиц), была использована только та часть модели, которая касается взрослых птиц, т. е. птиц в возрасте ≥ 1 года. В связи с небольшой долей повторных отловов от общего количества окольцованных славок-завирушек разделение всего материала на местных и пролетных птиц с помощью специальных методов не представлялось возможным. Можно полагать, что использование только взрослых птиц в летние месяцы служит гарантией пренебрежимо малого количества транзитных особей, попавших в общее число анализируемых.

В нижеследующих формулах и таблицах использованы следующие параметры * (при возрасте $x=1\dots l$ и количестве лет $i=1\dots k$; все особи после поимки выпущены):

N_i — общее количество особей в популяции в год i ; M_i — количество меченых особей в популяции в год i , которые были пойманы ранее года i ; n_i — общее количество пойманных особей в год i ; m_i — количество пойманных меченых особей в год i , которые были помечены ранее года i ; z_i — количество особей, помеченных ранее года i , не пойманных в год i , но пойманных после года i ; r_i — количество особей из помеченных в год i , которые были пойманы в последующие годы.

* Приведены показатели и формулы из статьи Поллока, подходящие для нашего материала; некоторые обозначения заменены.

Оценить количество выживших особей к началу года (M_i) численность изучаемой популяции N_i (т. е. популяции, подвергшейся контролю) можно по следующим формулам (для $i=2, k-1$):

$$M_i^{(x)} = m_i^{(x)} + \frac{n_i^{(x)} z_i^{(x)}}{r_i^{(x)}},$$

при $x=1, \dots, l-1$;

$$N_i^{(x)} = \frac{n_i^{(x)} M_i^{(x)}}{m_i^{(x)}},$$

при $x=1, \dots, l-1$.

Вероятность выживания φ_i (выживаемость) от года i до го, $i+1$ определяется так:

$$\varphi_i^{(x)} = \frac{M_{i+1}^{(x+1)}}{M_i^{(x)} - m_i^{(x)} + n_i^{(x)}},$$

при $x=1, \dots, l-1$.

Вероятность отлова f_i определена из соотношения:

$$f_i = \frac{r_i m_i}{n_i c_i},$$

где $c_1=r_1$, $c_i=r_i+c_{i-1}-m_{i-1}$.

Варианты и стандартные ошибки полученных величин определяли следующим образом:

$$var(f_i) = (f_i)^2 \left(\frac{1}{r_i} - \frac{1}{n_i} + \frac{1}{m_i} - \frac{1}{c_i} \right),$$

при $i=1, \dots, k$;

$$SE(f_i) = \sqrt{var(f_i)};$$

$$var(\varphi_i) = (\varphi_i)^2 \left(\frac{1}{r_i} - \frac{1}{n_i} + \frac{1}{r_{i+1}} - \frac{1}{n_{i+1}} + \frac{1}{c_{i+1}-r_{i+1}} - \frac{1}{c_i} \right),$$

при $i=1, \dots, k-1$;

$$SE(\varphi_i) = \sqrt{var(\varphi_i)}, \quad i=1, \dots, k-1.$$

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исходные данные кольцевания и повторных отловов за 1967—1988 гг. представлены в табл. 1, а результаты расчетов по модели Поллока — в табл. 2. Возрастная структура изучаемой популяции, уровень смертности и средняя ожидаемая продолжительность жизни, рассчитанные по методу составных демографических таблиц за 1957—1988 гг., представлены в табл. 3.

Вероятность отлова взрослых птиц варьировала по годам от 1 до 6.2% составив в среднем 2.6%. Выживаемость взрослых

Таблица 1

Данные кольцевания и повторных отловов взрослых славок-завирушек за 1967—1988 гг., использованные для расчетов
выживаемости по модели Джолли-Сибера (Pollock, 1981)

Data of the ringing and controls of adult Lesser Whitethroats in 1967—1988 which were used for the survival
estimation by Jolly-Seber model (Pollock, 1981)

Год Year	Поймано Total trapped	Повторные отловы по годам Number of controls in each year																	Всего Total					
		1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984		1985	1986	1987	1988	1989
1967	66	2	4	1																				7
1968	104		4	1	3	1		1																10
1969	90			4		2																		6
1970	83					3																		3
1971	85					6	1	1																8
1972	168						8	1																9
1973	62							6	2	1														9
1974	91							1	1															2
1975	41								1	2														3
1976	87									3	2													5
1977	74										2	3	2	2	2	1	2	1						13
1978	85										2	7	4	3	1		1							16
1979	45												6											6
1980	121											2		2	4	4	4							10
1981	112														5	5	5		1					11
1982	58															2		1						3
1983	59																2			1				3
1984	66																	4						4
1985	81																		4	1				5
1986	100																				3	1		4
1987	145																					3	2	5
1988	111																						2	2
		2	8	6	3	12	9	8	4	2	6	4	10	12	7	11	13	5	4	5	4	5	4	144

Демографические параметры популяции славки-завирушки, определенные по стохастической модели Джолли-Сибера (Pollock, 1981)

Demographic parameters of the Lesser whitethroat obtained by stochastic model of Jolly-Seber (Pollock, 1981)

Год Year	N_i	M_i	f_i	$SE(f_i)$	φ_i	$SE(\varphi_i)$
1968	2808	54	0.011	0.008	0.724	0.366
1969	1271	113	0.025	0.012	(1.026)	0.728
1970	2767	200	0.014	0.009	0.278	0.191
1971	2182	77	0.016	0.010	0.428	0.205
1972	952	68	0.027	0.010	0.134	0.066
1973	207	30	0.062	0.025	(2.289)	1.801
1974	2161	190	0.013	0.010	0.114	0.108
1975	318	31	0.033	0.022	0.794	0.370
1976	2349	54	0.011	0.008	0.122	0.064
1977	210	17	0.050	0.021	0.729	0.266
1978	1318	62	0.024	0.012	0.965	0.433
1979	621	138	0.040	0.019	0.838	0.419
1980	1462	145	0.030	0.011	0.591	0.258
1981	2400	150	0.021	0.009	(1.106)	0.703
1982	1487	282	0.020	0.012	0.280	0.226
1983	418	92	0.033	0.019	0.275	0.220
1984	502	38	0.028	0.016	0.364	0.257
1985	729	36	0.022	0.013	0.487	0.338
1986	1100	55	0.018	0.011	0.413	0.295
1987	2248	62	0.013	0.008	0.571	0.490
В среднем: In average	1376	95	0.026	0.003	0.477	0.071

Примечание. Условные обозначения см. в разделе «Материал и методика».

варьировала по годам от 11.4 до 100.0% при трех биологически бессмысленных значениях свыше 100% и без учета последних в среднем составила 47.7% (однако при стандартных ошибках, превышающих в большинстве случаев 50% от самой величины выживаемости, все эти величины недостоверны — см. «Обсуждение»). Размер контролируемой части популяции в среднем равен 1376 особям с межгодовым размахом от 210 до 2808 особей

По методу составных таблиц средняя ежегодная выживаемость взрослых птиц равна 40.0%, в годовалом возрасте она составляет 35.1%, в двух- и трехлетнем — 50%, а у более старших особей — 37.5%. Выживаемость самцов равна 46.5%, самок 34.5%, но эти различия недостоверны ($\chi^2 = 2.46$, $d.f. = 1$). Ожидаемая продолжительность жизни составляет 1.17 года в среднем для популяции, начиная с годовалого возраста, а у птиц в возрасте 4—8 лет — 0.5 года.

Смертность взрослых славок-завирушек, рассчитанная по методу составных демографических таблиц по данным за 1957—1988 гг.

The mortality rates of adult Lesser whitethroats calculated by the composite life table method according to the data in 1957—1988

Возраст годы Age, years	Количество живых птиц Number of living birds				Возрастная структура, % Age, %	Количество погибших Number of lost birds	Смерт- ность Mortality rate	Ожидаемая продолжи- тельность жизни Expectation of further life
	♂♂	♀♀	пол не- определен indetermi- nate sex	Всего Total				
1	83	38	50	171	60.0 ± 2.9	111	0.649	1.17
2	38	9	13	60	21.1 ± 2.4	30	0.500	1.40
3	16	6	8	30	10.5 ± 1.8	15	0.500	1.30
4	11	3	1	15	5.3 ± 1.3	6		
5	3	1	0	4				
6	1	0	0	1				
7	0	1	0	1	3.2 ± 1.0	9	0.625	0.50
8	3	0	0	3				
9	0	0	0	0				
	155	58	72	285		171	0.600	1.17

В весенне-летний период до момента начала вылупления птенцов возрастная структура популяции такова: годовалые особи составляют 60.0%, птиц в возрасте 2 лет — 21.1%, в возрасте 3 лет — 10.5%, 4 — 5.3%, 5 — 1.4%. На каждую тысячу славок-завирушек приходится 18 особей старше 5 лет. Максимальная продолжительность жизни составляет 8 лет, она зарегистрирована у 3 самцов.

Различия в выживаемости, определенной разными способами (47.7% по методу Поллока и 40.0% по методу составных таблиц) оказались несущественными ($\chi^2=2.30$, $d.f.=1$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сопоставим полученные величины выживаемости с уже имеющимися другими демографическими параметрами славки-завирушки изучаемой популяции. В законченной кладке этого вида на Куршской косе от 3 до 6 яиц, в среднем за 1959—1981 гг. по 312 кладкам 4.95 ± 0.03 яйца, а общая успешность размножения колебалась по годам от 43.8% до 74.0%, составляя в среднем 60.0% * (Паевский, 1985). Вылетает в среднем 4.3 слетка на каждую пару птиц. При 40% ежегодной выживаемости взрослых птиц для поддержания более или менее стабильной численности попу-

* Такая же успешность размножения (64.2%) определена для этого вида в популяции южного Приладожья (Музаев, 1981).

ляции смертность молодых в период от вылета из гнезд до начала следующего сезона размножения должна составлять $\sim 72\%$, а при 48% выживаемости взрослых — не более 76% .

Выживаемость взрослых, таким образом, приблизительно в 1.4—2 раза выше, чем выживаемость молодых птиц, однако это верно лишь в общем среднем для многолетних данных. Поскольку численность изучаемой популяции была подвержена значительным колебаниям (Паевский, 1990), обсуждаемые параметры имели существенные ежегодные вариации. Тем не менее вариации ежегодной выживаемости, полученные по модели Джолли-Сибера в варианте Поллока (см. табл. 2), нельзя признать соответствующими действительности. Во-первых, три величины (1.026, 1.106 и 2.289) вообще биологически бессмысленны, а поэтому доверие к остальным зиждется на определенном риске. Во-вторых, стандартные ошибки величин выживаемости настолько велики, что границы 95% -го доверительного интервала генеральной средней также биологически бессмысленны. В-третьих, полученные ежегодные перепады численности популяции, подвергающейся контролю, столь неожиданны (например, 1973—1979 гг., табл. 2) что никак не могут быть признаны реальными, тем более, что никаких соответствующих изменений в успешности размножения и вообще в количестве обнаруженных гнезд не было обнаружено, и только общие средние показатели за все 20 лет можно признать более или менее соответствующими остальным показателям изучаемой популяции. Так, в среднем 15—30 гнезд, обнаруживаемых ежегодно в 1959—1981 гг. (Паевский, 1985), примерно соответствуют 30—60 особям, т. е. приблизительно сходному количеству (36 птиц), контролируемых из 1376 птиц во всей изучаемой части популяции при 2.6% вероятности отлова взрослых птиц. Что касается вероятности отлова, то она может показаться крайне небольшой (3%) по сравнению с таковой у зяблика 18% (Дольник, Паевский, 1982). Однако, как уже говорилось, разделения данных на сугубо локальных и прочих птиц не проведено, и эта вероятность относится ко всем ~ 1400 особям потенциально контролируемой популяции.

Таким образом, полученные амплитуды колебаний ежегодной численности и выживаемости вряд ли соответствуют их реальным изменениям. В то же время с позиций средних показателей (в том числе и по результатам составных демографических таблиц) появляется возможность сопоставления популяционных параметров. В связи с этим обратимся к статье Бардина (1990), где проводится прямо противоположная мысль — о том, что для понимания популяционных процессов необходимы не абстрактные средние показатели, а характер реальных изменений. Несомненно, что определение действительной амплитуды колебаний значительно бы повысило точность наших дальнейших расчетов, однако пример с определением ежегодной «сохраняемости» в популяции зяблика, приведенный Бардиным, содержит столь же сомнитель-

ные ежегодные значения, как и у нас на примере славки-завирушки. Так, в одном случае этот показатель оказывается $>100\%$, а в остальные годы колеблется от 19 до 83%, и перепады значений в соседние годы были трех- и четырехкратными. Никакими реальными популяционными параметрами в эти годы (Паевский, 1982) такие перепады объяснить невозможно.

Отдавая должное Бардину в тщательности теоретического подхода к вопросам определения смертности и эмиграции, нельзя тем не менее не сказать следующего. Введение нового термина — «сохраняемость»; обозначающего произведение вероятности выживания на вероятность возвращения на свою территорию (Бардин, 1988, 1990; Высоцкий, Бардин, Соколов, 1988), на фоне многих сотен статей о выживаемости (survival) и смертности (mortality) можно расценить как еще одну попытку создания собственной «русской» науки. Такие попытки до настоящего времени (например, русские термины «гнездовой консерватизм» и «территориальные связи» на фоне мировых публикаций о филопатрии, дисперсии и верности территории) лишь затрудняли восприятие новых идей и приобщение отечественных орнитологов к мировой науке. То, что метод мечения и повторного отлова на ограниченной территории не дает возможности отдельно оценить выживаемость и возвращаемость (смертность и эмиграцию) — обстоятельство очевидное, а вовсе не «традиционно упускаемый момент» (Бардин, 1990, с. 19). Все современные модели обсуждаемой проблемы (обзор см.: Clobert et al., 1987) включают разные вариации одновременной оценки вероятности повторного отлова и вероятности выживания. В разряд исчезнувших птиц попадают не только погибшие или эмигрировавшие, но и присутствующие здесь же, но никогда повторно не пойманные. Следуя логике Бардина, термин «смертность» надо заменить термином «теряемость», но то обстоятельство, что какие-то птицы «потеряются» лишь в воображении исследователя, ничего не добавляет к нашему пониманию вероятностной природы получаемых оценок.

Весьма курьезна последовательность обсуждаемых публикаций: после введения термина «сохраняемость» (Бардин, 1988; Высоцкий, Бардин, Соколов, 1988) один из трех авторов, Бардин, спустя 2 года помпезно критикует (Бардин, 1990) своего соавтора Л. В. Соколова за попытку количественно оценить одну из составляющих «сохраняемости» — степень территориальной верности — в публикациях десятилетней давности.

Вообще говоря, стремление каким-либо образом количественно оценить верность территории нельзя считать напрасным, поскольку если бы был найден достоверный метод, это открыло бы новые горизонты в демографических исследованиях птиц. В связи с этим критика Бардиным попыток Соколова в этом направлении представляется по форме неудачной, хотя и математически верной (статистически сомнительны в обсуждаемой статье Бардина лишь оценки вероятности отлова зябликов — 11—43% — которые

весьма завышены, по-видимому, из-за использования усеченной выборки). Признание невозможным отдельно оценить выживаемость (с любой доступной точностью) вообще закрывает все пути демографического анализа. Несомненно, что при всех подобных расчетах вначале следует занять четкую позицию по отношению к возвращаемости выживших взрослых птиц в район предыдущего размножения. Лишь одно вполне реалистическое допущение — о строгой территориальной верности взрослых птиц (что принимается большинством орнитологов) — сразу же устраняет трудности и позволяет определять вероятность выживания через призму эффективности контроля популяции; при интенсивном ее ежегодном обследовании оценка средней выживаемости будет приближаться к ее реальной величине.

Что же касается моделей регуляции численности популяций, то выдвигаемая Бардиным (1990) модель основана на положении о весьма существенных и непредсказуемых ежегодных колебаниях выживаемости птиц (как молодых, так и взрослых) в отличие от ранее предложенной модели (Паевский, 1985), где основная роль в регуляции численности отводится колебаниям выживаемости молодых птиц. Как было показано выше, достоверность данных о значительных и неожиданных колебаниях выживаемости взрослых на основе современных способов расчетов можно поставить под сомнение. Во всяком случае, пока не будут получены обширные и достоверные данные по разным видам птиц, предложенные модели остаются на гипотетическом уровне.

ЛИТЕРАТУРА

- Бардин А. В. Оценка выживаемости пухляков и хохлатых синиц с помощью стохастических моделей мечения и повторного отлова // Тезисы докл. 12 Прибалт. орнит. конфер.— Вильнюс, 1988. С. 11—13.
- Бардин А. В. Оценка ежегодной сохраняемости взрослых особей в населении зяблика (*Fringilla coelebs*) на Куршской косе // Орнитологические исследования в Палеарктике.— Л., 1990. С. 18—34 (Труды ЗИН АН СССР, т. 210)
- Виноградова Н. В. Предмиграционное состояние у славки-завирушки на Куршской косе // Тезисы докл. 2 Всесоюзн. конфер. по миграциям птиц.— Алма-Ата, 1978. Ч. 2. С. 290—291.
- Виноградова Н. В. Биотопическое распределение пяти видов славок рода *Sylvia* в гнездовой период на Куршской косе // Тезисы докл. 11 Прибалт орнит. конфер.— Таллинн, 1983. С. 25—28.
- Высоцкий В. Г., Бардин А. В., Соколов Л. В. Сохраняемость взрослых особей мухоловки-пеструшки на Куршской косе // Тезисы докл. 12 Прибалт орнит. конфер.— Вильнюс, 1988. С. 48—49.
- Дольник В. Р., Паевский В. А. Рыбачинская ловушка // Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР.— М., 1976. С. 73—81.
- Дольник В. Р., Паевский В. А. Особенности модельного вида, места и методов исследования (введение) // Популяционная экология зяблика.— Л., 1982. С. 8—17 (Труды ЗИН АН СССР, т. 90).
- Коли Г. Анализ популяций позвоночных.— М., 1979. 362 с.
- Музаев В. М. К биологии славки-завирушки (*Sylvia curruca*) // Экология птиц Приладжья.— Л., 1981. С. 130—144.

- Паевский В. А.* Размножение и демография зябликов Куршской косы по двадцатилетним данным // Популяционная экология зяблика.— Л. 1982. С. 165—190 (Труды ЗИН АН СССР, т. 90).
- Паевский В. А.* Демография птиц.— Л. 1985. 285 с. (Труды ЗИН АН СССР, т. 125).
- Паевский В. А.* Динамика численности птиц по данным отлова на Куршской косе Балтийского моря в течение 27 лет // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 2. С. 86—93.
- Соколов Л. В.* Филопатрия перелетных птиц // Орнитология, 1988. Вып. 23. С. 11—25.
- Brownie C., Anderson D. R., Burnham K. P., Robson D. S.* Statistical inference from band recovery data — a handbook. // US Fish and Wildlife Serv. Resour. Publ. N 131, Washington, 1978. 212 p.
- Brownie C., Robson D. S.* Estimation of time-specific survival rates from tag-resighting samples: a generalization of the Jolly—Seber model // Biometrics, 1983. Vol. 39. P. 437—453.
- Buckland S. T., Baillie S. R.* Estimating bird survival rates from organized mist-netting programmes // Acta ornithologica, 1987. Vol. 23. N 1. P. 89—100.
- Clobert J., Lebreton J. D., Allaine D.* A general approach to survival rate estimation by recaptures or resightings of marked birds // Ardea, 1987. Vol. 75. P. 133—142.
- Jolly G. M.* Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration — stochastic model // Biometrika, 1965. Vol. 52. N 1—2. P. 225—247.
- Pollock K. H.* Capture-recapture models allowing for age-dependent survival and capture rates // Biometrics, 1981. Vol. 37. N 3. P. 521—529.
- Seber G. A. F.* A note on the multiple-recapture census // Biometrika, 1965. Vol. 52. N 1—2. P. 249—259.
- Seber G. A. F.* Estimation of animal abundance and related parameters.— London: Griffin, 1973. 506 p.

Summary

V. A. Payevsky

THE POPULATION PARAMETERS OF THE LESSER WHITETHROAT (SYLVIA CURRUCA) AND SOME ASPECTS OF THE SURVIVAL RATE ESTIMATION IN SMALL BIRDS BY THE CAPTURE-RECAPTURE DATA

The survival rate estimates of adult Lesser Whitethroats were determined by stochastic model of Jolly-Seber in the form of general approach of Pollock (1981) and by the composite life-table method using the capture-recapture data on living birds during 32 years in the Courish Spit (eastern Baltic). Annual adult survival rate was 47.7% by Jolly-Seber model and 40.0% by life-table method, the difference is not significant. The expectation of further life was 1.17 year after the first year of the life. The maximum longevity was 8 years. The estimates of survival rate for each year obtained by Jolly-Seber model are greatly biased because of low return rates. Moreover a wide range of every year change in the survival rates is not in accordance with the numbers of controlled nests and the breeding success in this population. Some aspects of the methodology in survival analyses from live recapture data on small birds and the Russian terminology are discussed.

УДК 577.3:598.726.5

А. С. Погорелов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

БЮДЖЕТЫ ВРЕМЕНИ И ЭНЕРГИИ БОЛЬШОГО ПЕСТРОГО ДЯТЛА (*DENDROCOROS MAJOR*) ЗИМОЙ И РАННЕЙ ВЕСНОЙ

Данные по суточному бюджету времени собирали в Ленинградской области в декабре—марте 1986—1988 гг. По бюджету времени и потребленному корму рассчитывали суточный энергетический бюджет. Показаны различия в поведении большого пестрого дятла при разной температуре воздуха. Количественно оценена роль различных форм поведения дятлов в сохранении ими выгодного энергетического баланса при понижении температуры среды в зимний и ранневесенний периоды.

В литературе накопилось большое количество сведений о том, что на особенности поведения птиц при ухудшении погоды (в частности, при понижении температуры) влияют такие факторы как видовая принадлежность, кормовые условия, степень перепадов температур среды (Андреев, 1980; Лехикойнен, 1980; Зонов, 1982; Paulus, 1984; Brodsky, 1985 и др.). В настоящей работе автор стремился, во-первых, выявить основные особенности дневного поведения большого пестрого дятла, позволяющие ему успешно переживать понижение температур воздуха при различной длине дня, и, во-вторых, энергетически оценить роль разных форм поведения в поддержании выгодных для организма отношений между метаболизированной из пищи энергией и ее расходом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по суточным бюджетам времени (ДТВ) большого пестрого дятла был собран в декабре—марте 1986—1988 гг. в Линдуловской роще возле пос. Рощино Ленинградской области. Роща представляет собой лесной массив искусственного происхождения с чередованием чисто лиственничных (*Larix sukaczewii*) и еловых (*Picea abies*) участков с незначительной примесью обыкновенной сосны (*Pinus silvestris*), березы (*Betula* sp.) и осины (*Populus tremula*).

В зимний период наблюдения вели за дятлами, питавшимися только семенами лиственницы. Для выяснения влияния на поведение температуры были

использованы наблюдения за самкой большого пестрого дятла. Хотя птица не была помечена, мы считаем, что это одна и та же особь, так как она постоянно держалась на одном и том же участке, пользовалась одними и теми же «кузницами» и обычно находилась под непрерывным наблюдением 1,5—4 ч, а если и улетала с кормового участка, то не более чем на 15—20 мин. Все материалы по этой особи были разделены на собранные при умеренно низких температурах ($-7...-15^{\circ}\text{C}$; $T_{\text{ср}} = -10^{\circ}\text{C}$; время наблюдений — 17,5 ч) и крайне низких ($-27...-43^{\circ}\text{C}$; $T_{\text{ср}} = -31^{\circ}\text{C}$; время наблюдений — 19 ч). Весной наблюдали за несколькими особями, питавшимися семенами лиственницы и ели. Использованы материалы, собранные в ясную ($+1...+6^{\circ}\text{C}$; $T_{\text{ср}} = +2^{\circ}\text{C}$; время наблюдений — 6,4 ч) и пасмурную ($-7...-1^{\circ}\text{C}$; $T_{\text{ср}} = -5^{\circ}\text{C}$; время наблюдений — 12,4 ч) погоду.

Бюджет времени фиксировали с помощью секундомера, птиц наблюдали в бинокль. Прямые визуальные наблюдения записывали в протоколе в абсолютных величинах промежутков времени. Непрерывное хронометрирование поведения каждой особи продолжалось от 5 мин до 4 ч. Общая продолжительность наблюдений составила 55,3 ч.

Энергетические показатели, свойственные большому пестрому дятлу, рассчитывали способами, предложенными Дольником (1982). Для пересчета расхода времени в расход энергии использовали коэффициенты Дольника (1980), уже применявшиеся для этого вида Бардиным (1982). Величина базального метаболизма большого пестрого дятла была принята равной 3,11 Кдж/ч; удельная теплоотдача при терморегуляции 1,84 Кдж/град/сут, как это следует из лабораторных измерений (Kendeigh et al., 1977); коэффициенты усвоения пищи — 0,8; калорийность семян ели — 25,336 Кдж/г, лиственницы — 27,257 Кдж/г (Дольник, 1982). Расходы энергии на терморегуляцию рассчитывали с учетом ночевки в дупле, где температура воздуха в среднем на 7°C выше, чем снаружи (Зонов, 1969).

В зимний период у большого пестрого дятла не протекает никаких продуктивных процессов, и поэтому величина расходов энергии на базальный метаболизм, терморегуляцию и дневную активность равна суточному энергетическому бюджету. В марте начинается рост гонад (Мошков, 1953), но этот процесс не требует значительных энергетических затрат (King, 1973), что позволяет считать расход энергии, рассчитанный по бюджету времени с учетом терморегуляции, за полный суточный расход энергии.

Количество шишек, используемых дятлом за сутки, определяли прямым наблюдением. Для измерения длины шишек, а также для определения доли выедания семян, использовали шишки, собранные на специально очищенных от снега и утопанных площадках под кузницами, которые подготавливали ежедневно перед началом наблюдений. Всего проанализировано 276 шишек лиственницы и 552 шишки ели.

Характеристики семян и шишек ели устанавливали аналогично Бардину (1982). Выясняя количество семян в шишке определенной длины, от нее отрезали скальпелем отдельно каждую чешуйку. Недоразвитые (на глаз) семена учитывали отдельно. Всего обработано 46 шишек лиственницы и 17 шишек ели. При легком надавливании пустые изнутри семена рассыпаются на мелкие кусочки, и таким способом их отделяли от семян с ядрами. В очищенном и высушенном состоянии было взвешено по 10 навесок семян ели и лиственницы (200 шт. в каждой навеске). Долю массы ядра от массы всего семени лиственницы определяли взвешиванием отдельно ядер и оболочки от 20 семян.

На севере умеренной зоны с середины ноября до начала апреля большой пестрый дятел питается почти исключительно семенами хвойных (Воропанова, 1957; Нейфельдт, 1958; Прокофьева, 1971 и др.), поэтому энергию, получаемую большим пестрым дятлом из ядер семян хвойных, считали равной полному суточному потреблению энергии (ДЕВ)

Все материалы были обработаны общепринятыми статистическими методами (Глотов и др., 1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В декабре—январе большие пестрые дятлы были активны 6,5 ч в сутки. Прилетев утром на кормовой участок и осмотревшись 2—3 мин, дятел начинал долбить шишки. В середине дня он кормился менее интенсивно, нередко отдыхал, сидя на ветке и периодически издавая крик «кик», ухаживал за оперением, поедая снег с ветвей, лазал по стволам и сучьям деревьев, но никогда перерыв в добывании корма не затягивался более 15 мин. Вечером после интенсивного питания дятел отдыхал около 5 мин, затем раздалбливал 3—4 шишки и улетал на ночевку.

Раздалбливая шишки, самка большого пестрого дятла использовала 4 кузницы, частота смены которых зависела от температуры и присутствия других дятлов. Обычно смена кузницы происходила через 40 мин. 31.XII.86. было зарегистрировано 7 стычек самки с другими дятлами, при этом кузница менялась после каждой раздолбленной шишки. В тот же день самка с криком «кик» несколько раз облетала участок по его периметру. При температурах —27...—29 °С самка использовала только 2 кузницы, меняя их примерно через час. Интересно, что в это время одной кузницей пользовался другой дятел (самец), но стычки между ним и самкой наблюдались всего 2 раза и то лишь в первый день похолодания. При более низких температурах самка использовала только одну кузницу. В морозы резко сокращалось время дневного отдыха, ухода за оперением, лазания по ветвям и социальных контактов, и почти весь день самка раздалбливала шишки (табл. 1). В остальном наши наблюдения не отличались от данных других авторов, наблюдавших поведение большого пестрого дятла при раздалбливании шишек хвойных (Бардин, 1982; Погорелов, 1992).

Средняя продолжительность дневной активности дятлов в марте составила 10,5 ч. Несколько шишек подряд дятлы раздалбливали только в утренние и вечерние часы. Днем кормовая активность постоянно чередовалась с социальными контактами, лазанием по ветвям, а в пасмурную погоду — с отдыхом (во время которого дятлы много кричали), уходом за оперением и другими активностями самоподдержания. Значительных отличий в поведении самцов и самок не отмечено.

Рассчитанные затраты энергии на ночной сон, дневную активность и терморегуляцию приведены в табл. 1, 2, 3.

Суточный бюджет времени и энергии большого пестрого дятла
Daily time and energy budgets in great spotted woodpecker

Таблица 1

Виды активности Forms of activity	Энергетический коэффициент, ВМ/ч Energy coefficient, ВМ/hr	Затраты времени, ч/сут Time expenditure, hr/day				Затраты энергии, Кдж/сут Energy expenditure, kJ/day			
		зимой in winter		ранней весной in early spring		зимой in winter		ранней весной in early spring	
		—10 °С	—31 °С	+2 °С	—5 °С	—10 °С	—31 °С	+2 °С	—5 °С
Ночной сон Night sleep	1	17.5	17.5	13.5	13.5	54.0	54.0	42.0	42.0
Питание Feeding	—	5.6	6.2	4.4	4.2	29.0	36.0	21.0	22.0
Прочие активности самоподдержания Other self-maintenance activities	—	0.43	0.2	2.59	4.2	1.7	0.7	11.1	17.6
— дневной отдых daily resting	1.12	0.31	0.16	1.11	1.8	1.1	0.5	3.8	6.3
— уход за оперением care of plumage	1.3	0.03	0.002	0.1	0.7	0.1	—	0.4	2.8
— поедание снега feeding of snow	1.3	0.04	0.04	—	—	0.2	0.2	—	—
— лазание по деревьям climbing in trees	1.6	0.05	—	1.38	1.7	0.3	—	6.9	8.5
Социальные контакты Social contacts	—	0.21	0.08	3.49	2.6	2.1	0.3	40.6	12.9
— лазание по деревьям climbing in trees	1.6	0.04	—	0.79	0.14	0.2	—	3.9	0.7
— полеты flights	12.0	0.035	—	0.76	0.12	1.3	—	28.4	4.5
— крик «кик» (сидя) calling	1.3	0.14	0.08	0.01	1.6	0.6	0.3	—	6.4
— позы poses	1.3	—	—	1.37	0.15	—	—	5.5	0.6
— барабанная дробь drumming	1.6	—	—	0.56	0.15	—	—	2.8	0.7
Терморегуляция Thermoregulation	—	—	—	—	—	64.0	102.0	42.0	56.0
Итого In sum-total	—	—	—	—	—	150.8	193.0	156.7	150.5

Таблица 2

Затраты времени и энергии большим пестрым дятлом на добывание семян за сутки и из одной шишки лиственницы зимой
Time and energy expenditure of great spotted woodpecker to extraction of seeds from one larch cone and during day in winter

Виды активности Forms of activity	Энергетический коэффициент, ВМ/ч Energy coeffi- cient, ВМ/hr	Средние затраты времени, Average time expenditure.		Затраты времени, ч/сут Time expenditure, hr/day		Затраты энергии, кДж/сут Energy expenditure, kJ/day		Достоверность различий по- казателей в 1 и 2 Significance of differences
		1	2	1	2	1	2	
Время от прилета на кузницу до начала долбления Time from coming to „smithy“ to beginning of pecking	1.3	11.0±2.0	—	0.19	—	0.8	—	—
Смена шишки Change of cone	1.6	5.3±0.4	4.6±0.3	0.09	0.14	0.4	0.5	>0.05
Долбление шишки Pecking of cone	1.6	249.0±5.0	169.0±7.0	4.28	4.98	21.3	24.8	<0.001
Время от окончания долбле- ния до отлета Time from finish of pecking to departure	1.3	13.0±2.0	2.3±0.3	0.21	0.07	0.8	0.3	<0.001
Высматривание шишек Spotting of cones	1.3	53.0±1.0	7.0±0.6	0.22	0.20	0.9	0.8	<0.001
Лазание за шишкой Climbing to cones	1.6	7.5±0.7	6.0±0.5	0.13	0.17	0.6	0.9	<0.05
Отрыв шишки Take-off cone	1.6	25.0±1.0	19.0±2.0	0.42	0.46	2.1	2.8	<0.01
Полет за (с) шишкой Flight to (with) cone	12.0	5.5±0.3	5.4±0.1	0.09	0.16	3.3	6.0	>0.05
Итого In sum-total	—	369.3±12.0	213.3±10.0	5.63	6.18	30.2	36.1	—

Примечание. 1 — средняя температура воздуха —10 °С (average air temperature — 10 °С), 2 — средняя температура воз-
духа —31 °С (average air temperature —31 °С).

Таблица 3

Затраты времени и энергии большим пестрым дятлом на добывание семян за сутки и из одной шишки ели и лиственницы в марте

Time and energy expenditures of great spotted woodpecker to extraction of seeds during day and from one larch and spruce cone in March

Виды активности Forms of activity	Энергетический коэффициент ВМ/ч Energy coefficient, BM/hr	Число измерений Number of measurements		Средние затраты Average time expenditure, s		Time expenditure hr/day		Общие затраты времени, ч/сут Total time expenditure, hr/day	Затраты энергии, кдж/сут Energy expenditure, kJ/day
		1	2	1	2	1	2		
Время от прилета на кузницу до начала долбления Time from coming to «smithy» to beginning of pecking	1.3	13	11	23.4	22.3	0.09	0.06	0.15	0.6
Смена шишки Change of cone	1.6	18	8	31.1	4.1	0.12	0.01	0.13	0.6
Долбление шишки Pecking of cone	1.6	24	18	809.0	153.0	3.05	0.42	3.47	17.3
Время от окончания долбления до отлета Time from finish of pecking to departure	1.3	22	15	64.2	25.7	0.24	0.07	0.31	1.3
Чистка клюва Cleaning of bill	1.3	7	—	11.3	—	0.04	—	0.04	0.2
Отрыв шишки Take-off cone	1.6	5	14	6.2	21.6	0.02	0.06	0.08	0.4
Полет за (с) шишкой Flight to (with) cone	12.0	9	4	5.1	5.1	0.02	0.02	0.04	1.5
Итого In sum-total	—	—	—	950.3	232.0	3.58	0.64	4.22	21.9

Примечание. 1 — питание семенами ели (feeding of spruce seeds), 2 — питание семенами лиственницы (feeding of larch seeds).

Длина еловых и лиственничных шишек, используемых большим пестрым дятлом
Length of spruce and larch cones utilizing by great spotted woodpecker

Показатели Indices	Лиственница Larch		Ель Spruce	
Сезон Season	зима winter	весна spring	весна spring	весна spring
Температура воздуха Ambient temperature	—10 °C	—31 °C	—5...+2 °C	—5...+2 °C
Количество Number	135	120	21	552
Средняя длина, мм Average length, mm	37.9±0.3	34.8±0.4	30.4±1.2	108.0±1.0

Питаясь зимой семенами лиственницы, большой пестрый дятел при разных температурах использовал не одинаковые по длине шишки (табл. 4). Эти различия существенны, так как определенной длине шишки соответствует определенное количество семян. Среднее количество семян в лиственничной шишке длиной 37.9 мм — 75 ± 1 шт., 34.8 мм — 62 ± 1 шт. (достоверность различий $p < 0.01$) Из них 64% приходится на пустые семена, т. е. полноценных семян в шишках 27 и 22 шт. соответственно. При умеренно низких температурах воздуха дятел выедал около 80% полноценных семян из шишки, при крайне низких — 68%. Перемножая приведенные величины, получаем количество семян, выедаемых дятлом из одной шишки лиственницы: при $T_{\text{ср}} = -10^\circ\text{C}$ — 21.6 шт., при $T_{\text{ср}} = -31^\circ\text{C}$ — 16.1 шт. Всего за сутки при умеренно низких температурах дятел раздалбливает 62, а при крайне низких — 106 шишек. Масса одного семени лиственницы — $0.0123 \pm \pm 0.0003$ г., масса ядра от массы всего семени составляет 44%. Таким образом, за сутки дятел съедает 7.08—9.06 г. ядер семян. Учитывая калорийность ядер семян лиственницы и коэффициент усвоения пищи, можем рассчитать метаболизированную дятлом за сутки энергию: 154 ($T_{\text{ср}} = -10^\circ\text{C}$) и 198 ($T_{\text{ср}} = -31^\circ\text{C}$) Кдж/сут.

В ранневесенний период нами не обнаружено существенных различий в кормовом поведении больших пестрых дятлов при разных температурах воздуха, поэтому все данные о использовании шишек и семян хвойных были совмещены. Средняя длина раздалбливаемых дятлом шишек ели 108 мм, лиственницы — 30.4 мм. Среднее количество полноценных семян в таких шишках 226 и 18 соответственно. Масса одного семени ели — $0.0044 \pm \pm 0.0002$ г., процент массы ядра от массы всего семени — 70.2% (Данилов, 1952). В марте дятлы раздалбливали за день в среднем 13.6 шишек ели и 9.9 лиственницы. Доля выедания семян из шишек ели — 73%, лиственницы — 80%. Соответственно за сутки дятел

съедал 6.93 г. ядер семян ели и 0.77 г. лиственницы, усваивая из них 157 Кдж энергии.

Питаясь семенами хвойных, большой пестрый дятел затрачивал на кормовую активность зимой при умеренно низких температурах 29 Кдж энергии за сутки (мощность питания за сутки), при крайне низких — 36 Кдж, весной — 22 Кдж, а получал из ядер семян хвойных 154, 198, 158 Кдж соответственно. Таким образом, отношения энергии, получаемой с кормом, к энергии, затраченной на ее добывание, равнялись 5.3, 5.5, 7.2, соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Величина суточного энергетического бюджета большого пестрого дятла в зимний и ранневесенний периоды относительно постоянна и изменяется от 150 до 158 Кдж/сут. Только сильные морозы могут вызывать возрастание этой величины до 198 Кдж/сут. Суточные энергетические бюджеты, рассчитанные по ДТВ и потреблению корма, в одинаковых условиях почти полностью совпадают, что свидетельствует о сохранении большим пестрым дятлом нулевого энергетического баланса при любых температурах.

Зимой с понижением температуры воздуха до $-27...-43^{\circ}\text{C}$ у большого пестрого дятла увеличивается продолжительность и мощность питания, что приводит к увеличению расходов энергии на 7 Кдж/сут. Рассчитанный расход энергии на терморегуляцию возрастает на 38 Кдж/сут. В то же время дятел ограничивает территорию, используемую для питания (рисунок) и сокращает время социальных контактов и активностей самоподдержания, что позволяет сэкономить 3 Кдж/сут. Таким образом, расход энергии в морозы возрастает на 42 Кдж/сут.

Если бы большой пестрый дятел в морозы не увеличивал продолжительности кормодобывания, т. е. питался 5.6 ч в сутки, то он бы получил с пищей 179 Кдж/сут, или на 25 Кдж больше, чем при умеренно низких температурах. Поскольку эффективность питания дятла почти не изменяется, то эта величина и есть та дополнительная энергия, которую дятел получает за счет увеличения расходов энергии от 29 Кдж до 33 Кдж за 5.6 ч питания (увеличения мощности питания). Удлинив продолжительность питания на 0.6 ч и не меняя его мощности, дятел получил бы еще 17 Кдж/сут, но так как в сильные морозы мощность его питания больше, то за это время он получает 19 Кдж. Итак, благодаря возрастанию мощности питания, дятел дополнительно метаболизирует 27 Кдж/сут, а за счет удлинения его продолжительности — 7 Кдж/сут.

Ранней весной при средней температуре -5°C , большой пестрый дятел расходует на терморегуляцию 56 Кдж/сут, т. е. на 4 Кдж больше, чем при средней температуре $+2^{\circ}\text{C}$. Расход энергии на активности самоподдержания возрастает на 6 Кдж/сут,

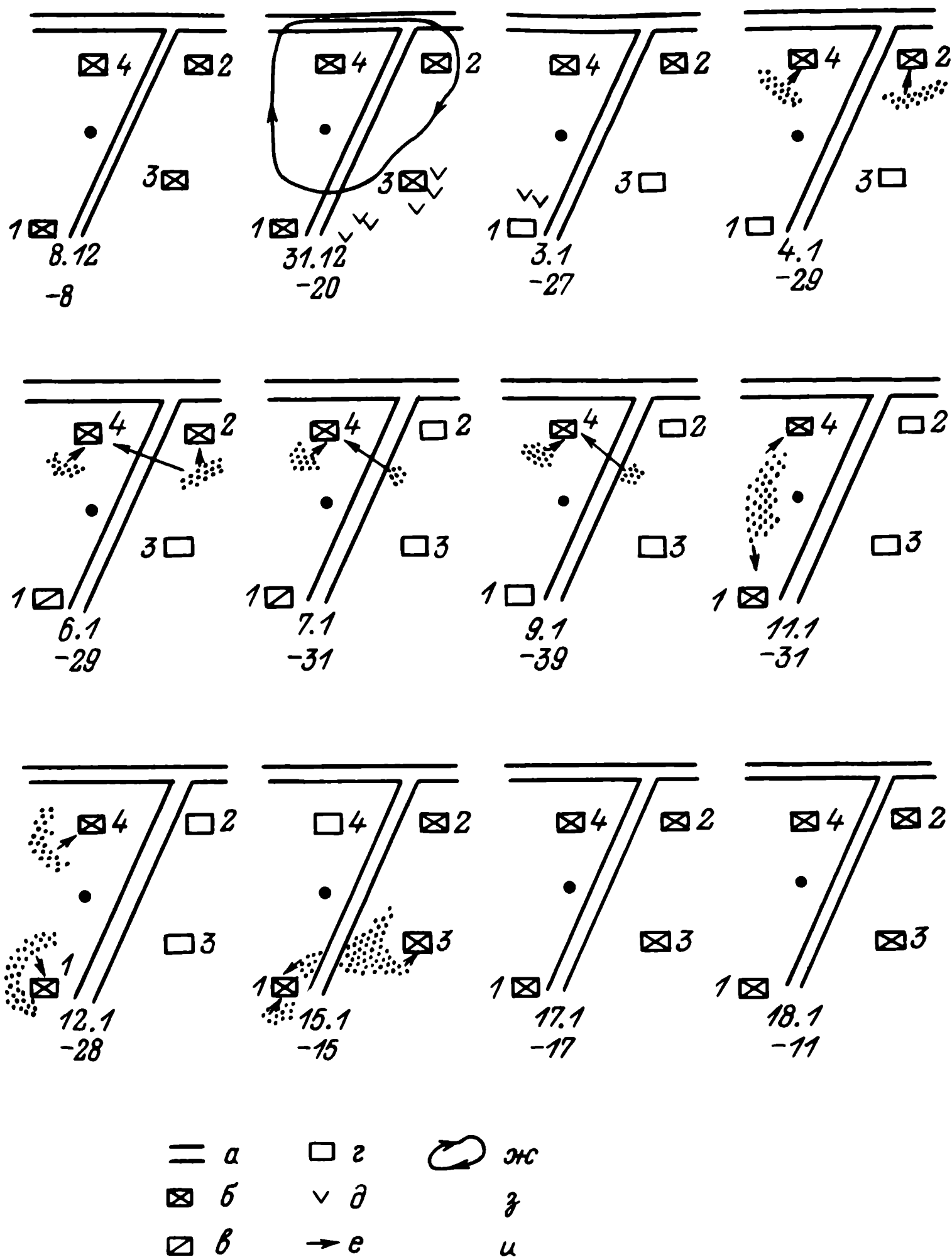


Схема использования территории самкой большого пестрого дятла:

a — дороги, b — кузница, используемая самкой, v — кузница, используемая самцом, z — неиспользуемая кузница, d — места стычек самки с другими дятлами, e — направление полета с шишкой, $ж$ — траектория полетов самки после стычек, $з$ — места отрыва шишек, u — ночевочное дупло. Числа на рисунке — номера кузниц, числа под рисунком — дата и средняя температура воздуха

The chart of territory utilization by the female of great spotted woodpecker

a — roads, b — „smithy“ using by female, v — „smithy“ using by male, z — not using „smithy“, d — places of brushes of female with other woodpeckers, e — direction of flight with cone, $ж$ — trajectory of flight after the brushes, $з$ — places of take-off cones, u — roosting hole. The numbers on the chart are the numbers of „smithies“ the numbers under the every chart are dates and air temperature

а на социальные контакты уменьшается на 27 Кдж/сут. Энергия, получаемая с кормом, не меняется. Итак, выгодный энергетический баланс сохраняется резким ограничением социальных контактов.

Таким образом, сокращение времени активностей самоподдержания и социальных контактов не дает существенной экономии энергии при коротком зимнем дне, и эти изменения в поведении вызваны нехваткой времени на питание. Нулевой энергетический баланс сохраняется благодаря увеличению мощности и продолжительности питания. Весной, при более длинном световом дне и более эффективном питании, кормовое поведение занимает значительную часть дневной активности большого пестрого дятла, что позволяет ему поддерживать выгодный энергетический баланс за счет уменьшения расходов времени и энергии на некормовую активность.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев А. В. Адаптации птиц к зимним условиям Субарктики.— М., 1980. 137 с.
- Бардин А. В. Бюджеты времени и энергии большого пестрого дятла в зимний период // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе.— Л., 1982. С. 45—58. (Труды Зоологического ин-та АН СССР, т. 113).
- Оропанова Т. А. Питание птиц Вологодской области // Уч. зап. Вологодского гос. пед. ин-та, 1957 Т. 20. С. 87—121.
- Лотов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия.— Л., 1982. 306 с.
- Анилов Д. Н. Периодичность плодоношения и географическое размещение урожаев семян хвойных пород.— М.—Л., 1952. 60 с.
- Дольник В. Р. Коэффициенты для расчета расхода энергии свободноживущими птицами по данным хронометрирования их активности // Орнитология, 1980. Вып. 15. С. 63—74.
- Дольник В. Р. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе.— Л., 1982. С. 3—36.
- Дольник В. Р., Дольник Т. В., Постников С. Н. Калорийность и усвояемость объектов питания птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе.— Л. 1982. С. 143—153 (Труды ЗИН АН СССР, т. 113).
- Онов Г. Б. Характеристики зимнего температурного режима в дуплах, занятых птицами // Перелеты птиц и их роль в распространении арбовирусов.— Новосибирск, 1969. С. 102—108.
- Онов Г. Б. Экология адаптации птиц к зиме в Восточной Сибири // Миграции и экология птиц Сибири.— Новосибирск, 1982. С. 26—34.
- Рехикойнен Е. Характер изменения веса у некоторых воробьиных птиц зимующих в северной умеренной зоне // Адаптации животных к зимним условиям.— М., 1980. С. 44—58.
- Рощков Е. А. Сезонные изменения функций щитовидной железы, веса тела и отдельных органов у большого пестрого дятла и поползня // Труды Ин-та зоологии АН УССР, 1953. Т. 10. С. 124—135.
- Рейфельдт И. А. Питание некоторых лесных птиц Южной Карелии // Зоол. журн. 1958. Т. 37. Вып. 2. С. 11—18.
- Согорелов А. С. Зимнее питание большого пестрого дятла семенами хвойных // Экология, 1992. № 4. С. 66—71.
- Рокофьева И. В. О кормовом режиме большого пестрого дятла в Ленинградской области // Научн. докл. высш. школы. Биологические науки, 1971. Вып. 1. С. 20—25.

- Brodsky L.* Variability in behavioral response of wintering black duck to increasing energy demands // *Can. J. Zool.*, 1985. Vol. 63. N 7 P. 57—62.
- Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilo V. M.* Avian energetics // *Granivorous birds in ecosystems*, Cambridge Univ. Press, 1977. P. 127—204.
- King J. R.* Energetics of reproduction in birds // *Breeding biology of birds*, 1973. P. 78—107
- Paulus S. L.* Activity budgets of nonbreeding gadwalls in Louisiana // *J. Wildlife Manag.*, 1984. Vol. 48. N 2. P. 371—380.

Summary

A. S. Pogorelov

TIME AND ENERGY BUDGETS OF GREAT SPOTTED WOODPECKER (*DENDROCOPOS MAJOR*) IN WINTER AND EARLY SPRING

The behaviour of great spotted woodpecker was observed near St.-Petersburg during December—March 1986—1988. All gathered data were divided into four parts: (1) data obtained under moderately low temperature during winter; (2) data obtained under extreme low temperature during winter; (3) data obtained under cloudy weather during spring; (4) data obtained under clear sun weather during spring. These data were tabulated in daily time budgets (Tab. 1—3). Daily energy budgets were calculated in two ways. The first method which proposed by Dolnik (1982): through daily time budgets. For this aim energetical expenditure to daily activity, basal metabolism and termoregulation were added up. The reduction of energy expenditure when the woodpecker was roosting into hole was took into consideration. The second method is calculating through consumal feed. I calculated average quantity of full-blooded seeds, percent of eating up seeds from total in cone, number of cones pecking by woodpecker during day, average mass of seed, percent of kernel mass from mass of whole seed, caloric value of seed and assimilation coefficient of food. Thus I obtained daily income and expenditure of energy. It allowed to estimate energy balance. In all cases it approximately equal to zero. Peculiarities of woodpecker's behaviour allowing to maintain the zero energy balance are discussed. The author believe that under short winter day the zero energy balance is maintained by increase of intensity and duration of feeding, and in spring under more long light day and more effective feeding by decreasing of time and energy expenditures for notfeeding activity.

УДК 598.33:591.543.43:591.134.5

**А. П. Шаповал, К. В. Большаков,
Н. В. Виноградова, М. Е. Шумаков, М. Л. Яблонкевич,**

Зоологический институт, РАН Санкт-Петербург

**МАССА ТЕЛА, ДЛИНА КРЫЛА И ЖИРНОСТЬ
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КУЛИКОВ
ВО ВРЕМЯ СЕЗОННЫХ МИГРАЦИЙ В АРИДНЫХ
РАЙОНАХ СРЕДНЕЙ АЗИИ И КАЗАХСТАНА**

Представлены данные о массе тела, длине крыла и подкожных жировых резервах у нескольких видов куликов, обследованных осенью 1982 г. в 9 пунктах и весной 1988 г. в 5 пунктах зоны пустынь Средней Азии и Казахстана. Особи большинства видов (за исключением фифи) не имели значительных жировых запасов. У кулика-воробья отмечены различия в массе тела между отдельными пунктами, а также между весенним и осенним сезонами. На примере круглоногого плавунчика показано, что масса тела и жирность в течение светлой части суток несколько повышается, что указывает на возможность частичной компенсации потерь во время предшествующего миграционного броска, однако в целом солоноватые озера и разливы у скважин в исследованных пустынных районах не являются, по-видимому, благоприятными станциями для эффективного питания и накопления жира у куликов.

На протяжении ряда лет орнитологи биологической станции Зоологического института изучали миграции птиц в горах и пустынях Средней Азии и Казахстана по программе «Азия» (Дольник, 1982, 1985 а, б, в). Помимо наблюдений за миграцией, специальное внимание уделяли исследованию физиологического состояния мигрирующих птиц. Большая часть собранного материала уже отражена в публикациях (Яблонкевич и др., 1985, а также см. серию статей в сборниках «Энергетические ресурсы птиц, перелетающих аридные и горные пространства Средней Азии и Казахстана». Л., 1985 и «Исследование миграции птиц в аридных и горных районах Средней Азии и Казахстана», Л., 1987). Однако предыдущие работы касаются преимущественно воробьиных птиц (представители же других отрядов, ввиду их малочисленности в отловах, в основных работах опущены). В настоящем сообщении приведены данные о размерах, массе тела и жирности у ряда видов куликов, представляющих одну из самых многочисленных групп мигрантов через аридные пространства.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Данные по куликам собраны в течение 2 комплексных экспедиций в восточную и центральную (осень 1982 г.) и западную (весна 1988 г.) части пустынной зоны Средней Азии и Казахстана. Помимо отлова (в 9 пунктах осенью и в 5 пунктах весной, более подробную характеристику пунктов см. в работах Яблонкевич и др., 1985, 1991), в незначительном объеме проводился отстрел куликов в местах отдыха и кормежки осенью, а также (для паразитологического обследования) весной 1988 г.

Методы сбора и прижизненного анализа птиц общеприняты (Виноградова и др., 1976; Дольник, Яблонкевич, 1985), поэтому здесь приводиться не будут.

В августе—октябре 1982 г. обследовали 123 особи 11 видов куликов, весной 1988 г. — 34 особи 10 видов. Наибольший по объему материал получен в 1982 г. из 3 пунктов (Акколь, Телекольские озера, скважина в пустыне Кызылкум), а в 1988 г. — из 2 пунктов (Казахдарья и оз. Каратерен). Приведем краткую характеристику природных условий этих пунктов.

Акколь. Побережье соленого оз. Акколь. Расположено в южной части пустыни Муюнкум среди лишенной растительности щебнистой пустыни. Озеро мелкое, в отдельных местах поросшее тростником. Вокруг озера образовались мелкие пересыхающие заливчики и лужи с соленой водой, где и проводился отлов куликов несколькими паутинными сетями.

Телеколь. Группа соленых озер, заполняющихся поступающей водой из окрестных орошаемых полей, очень обширных по площади, в низовьях пересыхающей летом р. Сарысу. Вокруг глинистая пустыня, много солончаков. Озера сильно заросли тростником. В этом пункте в основном проводился отстрел куликов, а поймана всего 1 птица. Добыты 9 особей 6 видов.

Кызылкум. Оазис Алакай, колодец Сазды в районе метеостанции Чирик-Рабат, в северной части пустыни Кызылкум. Группа артезианских самоизливающихся скважин образует небольшое озеро, заросшее высоким тростником. По берегу — заросли чингиля и тамариска. Вокруг грядовые пески, поросшие саксаулом и кандымами, чередующиеся с такырами. В этом пункте также проводился только отстрел куликов. Добыты 18 особей 6 видов.

Казахдарья. Пойма р. Амударьи восточнее г. Нукуса. Отстрел проводился у горячей скважины и вдоль канала. Добыты 11 особей 3 видов.

Каратерен. Одно из озер-накопителей с солоноватой водой восточнее г. Нукуса (в районе пос. Тахта-Купыр) на западной окраине пустыни Кызылкум. Вода поступает с окрестных полей хлопчатника. К западу от озера простираются грядовые пески, поросшие саксаулом, кандымами, песчаной акацией, к востоку — плато Бельтау с глинистой пустыней, обрывающейся чинком у озера. Проводился отлов и отстрел куликов на небольшой пересыхающей луже на берегу озера и в его окрестностях. Добыты 11 особей 7 видов и пойманы 8 особей 2 видов куликов.

Кроме авторов, активное участие в сборе материала приняли и другие сотрудники Зоологического института — В. А. Паевский, А. В. Бардин, В. Г. Высоцкий, Е. А. Шаповал, Е. А. Павлова, С. В. Миронов, Института биологии АН Кыргызстана — Е. А. Попов, Института экологии АН Литвы — Г. А. Валькюнас. Всем им выражаем искреннюю благодарность.

Данные обследования единичных особей куликов в аридных районах

Measurements data of more rare species of waders in arid zones

Виды Species	Пол, возраст Sex, age	Дата Date	Пункт Point	Масса те- ла, г Body Weight, g	Жир, баллы Fat score	Длина крыла, мм Wing length, mm
<i>Actitis hypoleucos</i>	♂ sad	25.08	Акколь	41.3	II	107
»	♂	20.05	Каратерен	44.4	II	110
<i>Arenaria interpres</i>	♂	21.05	»	89.3	III	149
<i>Calidris alpina</i>	sa d	27.09	Кызылкум	42.1	I	119
»	♂ sad	»		40.8	I	116
	♂ sad	28.09		42.2	II	123
	♀ sad	1.10	»	45.8	II	122
	♂ sad		»	37.0	I	120
	♀ sad	»	»	44.8	II	118
<i>C. temmincki</i>		25.08	Акколь	19.4	I	93
»	♂ sad	»		19.6	III	92
		26.08	»	20.8	I	100
		»	»	21.7	III	98
<i>Charadrius hiaticula</i>	♀ sad	16.09	Телеколь	44.8	II	124
	♀ sad	1.10	Кызылкум	37.8	I	125
<i>Ch. leschenaulti</i>	♂	24.05	Каратерен	87.2	II	147
<i>Gallinago gallinago</i>	♂ sad	27.09	Кызылкум	82.8	I	130
<i>Phylomachus pug- nax</i>	♀ sad	18.09	Телеколь	94.4	II	153
»	♀ sad	»		102.2	IV	149
<i>Tringa glareola</i>	♂ sad	16.09		69.4	IV	124
»	♂ sad	18.09		—	IV	128
»	♂ sad			61.4	IV	122
	♂ ad	»		60.8	II	124
»	♀ sad	1.10	Кызылкум	59.8	IV	123
»	♀	19.05	Порлатау	72.0	V	124
<i>Vanellochettusia</i>	♂	22.04	Мургаб	136.5	I	175
<i>leucura</i>	♂	8.05	Казахдарья	143.0	—	180
»	♀	»	»	160.1	—	178

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты обследования единичных особей добытых и пойманных куликов приведены в табл. 1. Более значительный материал по нескольким видам сконцентрирован в табл. 2. Одним из самых многочисленных видов куликов был круглоносый плавунчик (*Phalaropus lobatus*). Специальный отлов куликов паутинными сетями проводился, как было указано выше, только в 2 пунктах (Акколь и Каратерен), но только в первом было поймано большин-

Масса тела, жирность и длина крыла у некоторых видов куликов во время сезонных миграций в аридных районах

Body weight, fattening rate and wing length in some waders during migration in arid zones

Виды Species	Пол, возраст Sex, age	Сроки Date	Пункты Point	Масса, тела, г Body weight, g		Число птиц каждого балла жирности Fattening rates				Длина крыла, мм Wing length, mm		
				$\bar{x} \pm SE$	Lim	«нет» «not»	«мало» «little»	«средне» «mean»	«много» »much»	$\bar{x} \pm SE$	Lim	
Calidris minutus	♂ sad	1	25.08	Акколь	21.1	—	—	1	—	—	108	
	Всего	10	24—26.08	»	22.59 ± 1.03	17.7—26.5	—	5	5	—	96.80 ± 1.59	90—108
	♀ sad	1	15.09	Телеколь	21.1	—	—	1	—	—	104	—
	♂ sad	2	30.09	Кызылкум	21.8; 22.5	—	1	—	1	—	95; 97	—
	♀ sad	3	28—30.09	»	21.9; 21.1	—	2	1	—	—	97.00 ± 0.71	96—98
	Всего	7	28—30.09	»	21.74 ± 0.53	19.8—24.0	4	2	1	—	97.29 ± 0.77	95—101
	♂	4	8.05	Казахдарья	23.77 ± 0.61	22.3—24.6	—	2	2	—	95.25 ± 1.19	92—97
	♀	3	»	»	25.47 ± 1.59	22.9—27.0	—	1	—	2	97.33 ± 2.17	94—100
	Всего	8	»	»	24.18 ± 0.70	21.9—27.0	—	3	3	2	96.13 ± 0.91	92—100
	♂	1	23.05	Каратерен	—	—	—	—	1	—	—	—
C. ferruginea	♀	1	21.05	»	24.5	—	—	1	—	—	101	—
	Все особи	28			22.93 ± 0.48	17.7—27.0	4	12	10	2	97.15 ± 0.71	90—108
	♂ sad	1	24.08	Акколь	55.2	—	—	—	—	1	128	—
	♀ sad	1	25.08	»	48.4	—	—	1	—	—	130	—
	Всего	10	25—26.08	»	49.81 ± 2.41	43.0—56.3	4	3	2	1	129.30 ± 0.55	127—131
	♂	2	23.05	Каратерен	43.0; 43.5	—	—	1	1	—	131; 131	—
	Все особи	12			48.36 ± 2.07	43.0—56.3	4	4	3	1	129.58 ± 0.79	127—131
	♀ sad	1	25.08	Акколь	35.9	—	1	—	—	—	109	—
	Всего	3	25—26.08	»	34.40 ± 5.89	25.6—42.1	3	—	—	—	105.00 ± 6.18	95—111
	♀ sad	1	16.09	Телеколь	36.6	—	—	1	—	—	104	—
Charadrius alexandrinus	♂	3	19—20.05	Каратерен	37.67 ± 3.33	33.0—42.4	1	1	1	—	112.33 ± 3.64	108—118

<i>Ch. du-bius</i>	♀	1	25.05		36.5	—	—	1	—	—	104	—
	Всего	5	19—20.05		37.38±1.68	33.0—42.4	2	2	1	—	109.80±2.61	104—118
	Все особи	9			36.34±1.76	25.6—42.4	5	3	1	—	107.56±2.23	95—118
	♂	1	20.04	Кушка	—	—	—	1	—	—	114	—
		1	8705	Казахдарья	44.7	—	—	1	—	—	114	—
	♀	1	16.05	Порлатау	35.6	—	—	1	—	—	115	—
	♂	1	29.05	Каратерен	29.2	—	—	1	—	—	113	—
	♀	1	28.05	»	36.5	—	—	—	1	—	111	—
	Всего	6	21—29.05	»	34.77±1.33	29.2—37.7	1	3	1	1	114.67±1.31	111—119
	Все особи	9			36.05±1.57	29.2—44.2	1	6	1	1	114.56±0.83	111—119
<i>Phalaropus lobatus</i>	♂ sad	2	24—25.08	Акколь	—	—	—	1	1	—	103; 106	—
	♀ sad	4	24—25.08	»	29.10±1.45	27.2—32.8	3	—	1	—	108.50±1.53	106—112
	Всего	67	24—26.08	»	27.60±0.27	24.2—32.8	44	15	8	—	106.75±0.32	101—113
	♀ sad	1	21.09	Телеколь	28.5	—	—	1	—	—	104	—
	♂ sad	1	28.09	Кызылкум	31.5	—	—	—	—	1	104	—
	♀	1	27.09	»	27.1	—	—	1	—	—	111	—
	♀	1	24.05	Каратерен	28.5	—	—	—	—	—	—	110
	Все особи	71			27.68±0.26	24.2—32.8	44	17	8	1	106.83±0.32	101—113

ство плавунчиков. Стаи этого вида, состоящие из нескольких десятков особей, перемещались по цепи луж вдоль берега оз. Акколь, проявляя значительную кормовую активность на каждой из них (вращаясь волчком и взмучивая воду), хотя при обследовании этих луж нами никаких живых объектов, служивших бы кормом этому виду, не обнаружено. За 3 дня отлова несколькими паутинными сетями были пойманы 67 плавунчиков (3 особи — 24 августа, 28—25 и 36 — 26 августа). В других местах были добыты еще несколько птиц (см. табл. 2). Длина крыла обследованных птиц колебалась от 101 до 113 мм ($\bar{x}=106.83\pm0.32$ мм, $n=71$), масса тела — от 24.2 до 32.8 г ($\bar{x}=27.68\pm0.26$ г, $n=67$). Из 10 вскрытых птиц 3 оказались самцами. Их длина крыла ($\bar{x}=105.67\pm\pm1.79$ мм, пределы 103—108 мм) оказалась намного меньше, чем у самок ($\bar{x}=108.43\pm1.18$ мм, пределы 104—112 мм, $n=7$). Масса тела самцов ($\bar{x}=30.70\pm1.84$ г, $n=3$) выше, чем у самок ($\bar{x}=28.67\pm0.78$ г, $n=7$), благодаря большему уровню жира. Общая же жирность плавунчиков была низкой. Только 1 птица, добытая в пустыне Кызылкум, была жирной (балл «много», масса тела — 31.5 г). Среди 67 пойманных на Акколе птиц 43 (64%) имели балл жира «нет», 16 (24%) — «мало» и лишь 8 (12%) — «средне». Все это указывает либо на предшествующий миграционный бросок, либо на низкую эффективность питания и жиронакопления в данном районе в осенний период. В пользу этого предположения говорят и поимки в этом пункте птиц с минимальной массой тела (24.2 г, что на 14% ниже средней массы тела и на 36% — максимальной). К сожалению, непродолжительные сроки (всего 3 дня) и отсутствие повторных отловов куликов (что может указывать на быстрый уход птиц из данного района) не дают полной уверенности выяснить это. Постепенное падение средней массы тела обследованных птиц в течение этих 3 дней может означать либо смену состава птиц, либо малую эффективность питания. Если наибольшая средняя масса тела в первый день (24 августа) была 29.80 ± 1.86 г ($n=3$), то впоследствии она понижалась (25 августа) — 28.45 ± 0.45 г ($n=24$), а 26 августа — 26.86 ± 0.32 г ($n=36$).

Распределение количества пойманных плавунчиков в течение светлой части суток представлено на рис. 1. Из него следует, что кулики наиболее активны в утренние и вечерние часы, днем же птицы малоактивны ввиду интенсивной инсоляции и высокой температуры воздуха (вторая половина августа). Все это указывает, что кулики отлавливаются либо при посадке после ночного полета и в первые часы при поиске корма, либо в вечерние часы во время предстартовых перемещений.

В течение дня средняя масса тела у плавунчиков постепенно увеличивается (рис. 2). Если в первые 4 утренних часа средняя масса тела равна 27.04 ± 0.34 г ($n=35$), то к вечеру она возрастает до 28.89 ± 0.76 г или на 7% ($n=9$, критерий Стьюдента, $t=2.2$, достоверно при $p<0.05$). Это свидетельствует о том, что куликам

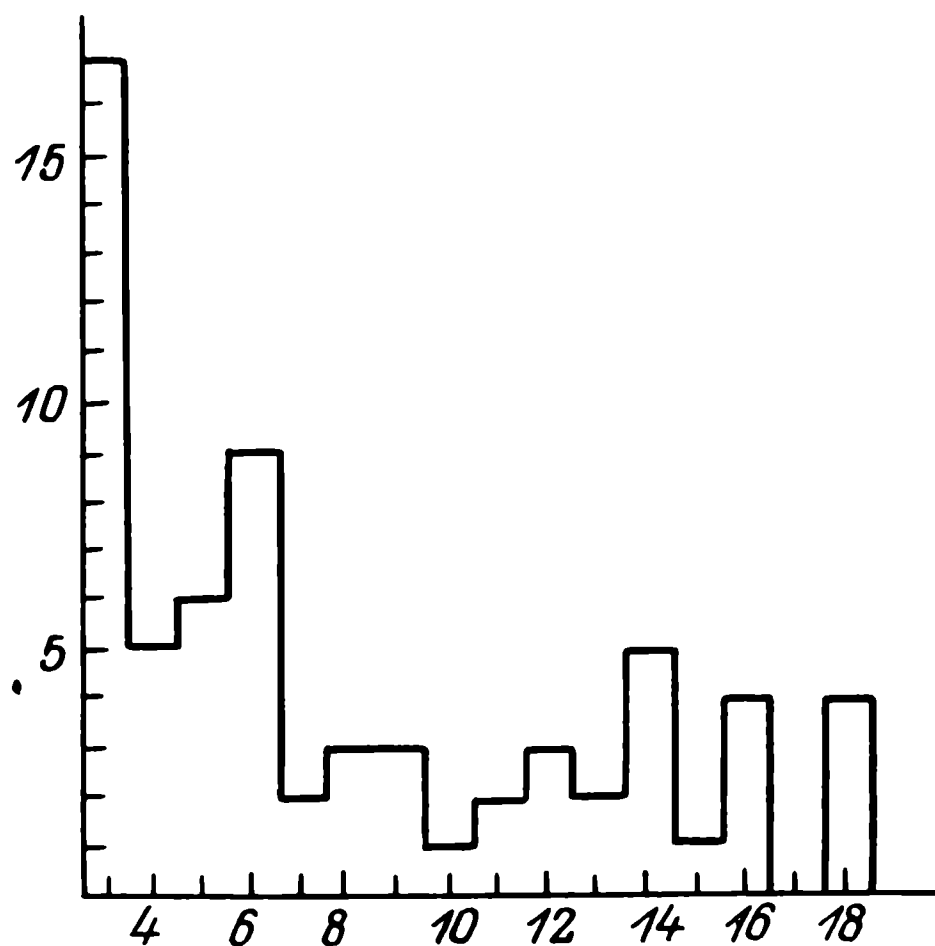


Рис. 1. Распределение отловов круглоносых плавунчиков в течение светлой части суток на оз. Акколь осенью 1982 г

По оси абсцисс — часы суток (время московское), по оси ординат — число птиц

Distribution of catching of *Phalaropus lobatus* during day-time in Akkol lake in autumn 1982

On the absciss: day hours, on the ordinate: numbers of birds

удается найти какое-то количество пищи в течение дня. Вопрос только в том, компенсирует ли это дневное увеличение ночные потери. Так, если допустить, что птицы остаются в данном месте хотя бы на одну ночь, то на уровень ночных потерь может указать разница в средней массе тела птиц, пойманных вечером и последующим утром. Вечером 25 августа средняя масса тела составила 29.00 ± 0.86 г ($n=8$), а утром 26 августа достоверно ниже — всего 26.15 ± 0.26 г ($n=23$), т. е. снизилась почти на 10% (критерий Стьюдента, $t=3.17$, $p<0.01$).

На рис. 3 изображено изменение доли (%) тощих и жирных птиц в течение светлой части суток. В первые 2 часа (видимо, посадка после ночного полета) доля тощих птиц (с баллом жира «нет») составляет 60—80%. Затем она возрастает до 100% в течение дня, а к вечеру снова понижается. Доля же жирных птиц (с баллом жира «средне»), наоборот, повышается к вечеру, хотя в последний вечерний час все пойманные птицы были тощими и маложирными.

Кулик-воробей (*Calidris minutus*) — второй по количеству собранных данных. Всего добыты и пойманы 28 особей в 5 пунктах (Акколь, Телеколь и Кызылкум — осенью, Казахдарья и Каратерен — весной). Длина крыла обследованных птиц колебалась от 90 до 108 мм ($\bar{x}=97.15 \pm 0.71$ мм, $n=27$; самцы — 92—108 мм, $\bar{x}=97.29 \pm 2.05$ мм, $n=7$; самки — 94—104 мм, $\bar{x}=98.50 \pm 1.18$ мм,

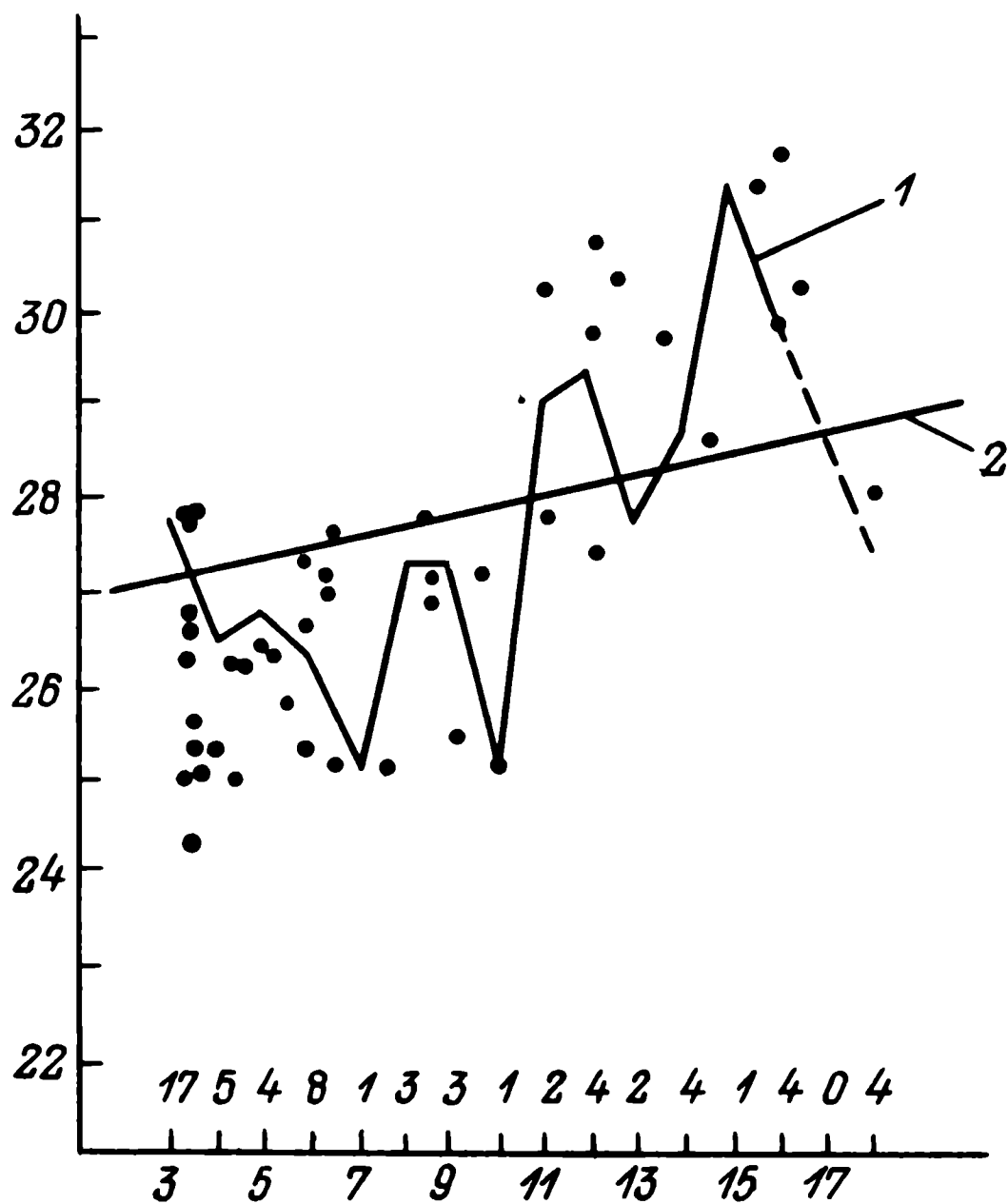


Рис. 2. Распределение массы тела круглоносых плавунчиков, отловленных в течение светлой части суток на оз. Акколь осенью 1982 г.

1 — изменение средней массы тела, 2 — линия регрессии ($y=0.116x+26.7$, $r=0.262\pm0.124$, $n=63$)

По оси абсцисс — часы суток (время московское), по оси ординат — масса тела (г). Каждая точка индивидуальное значение массы тела (г) птиц, пойманных в соответствующий час; цифры в нижней части — число птиц, отловленных в данный час

Changes of body mass in *Phalaropus lobatus* netted during day-time in Akkol lake in autumn 1982

1 — change of mean body mass, 2: regression line ($y=0.116X+26.7$, $r=0.262\pm0.124$, $n=63$). On the absciss: day hours, on the ordinate: body mass, g. Every dot: body mass (g) of every bird; at the bottom numbers of birds netted in every hour

$n=8$), масса тела — от 17.7 до 27.0 г ($\bar{x}=22.93\pm0.48$ г, $n=26$), Имеющийся материал дает возможность сравнить массу тела и жирность у этого вида в разных пунктах. Так, в пункте Акколь, где проводился специальный отлов куликов на небольших пересыхающих лужах вблизи озера, масса тела колебалась от 17.7 до 26.5 г ($\bar{x}=22.59\pm1.03$ г, $n=10$), а жирность была с баллом «мало» — 5 птиц (средняя масса тела — 20.02 ± 0.88 г), с баллом «средне» — тоже 5 птиц (средняя масса — 25.38 ± 0.72 г). На основании полученного материала трудно судить об успешности кормежки. По-видимому, оз. Акколь для куликов-воробьев, как и для плавунчиков, не является хорошей кормовой стацией, хотя тенденция к увеличению массы тела от утра к вечеру проявляется (рис. 4).

В пункте Кызылкум, расположенном почти в центре северной части пустыни, добыты 7 особей этого вида. 4 птицы были тощими,

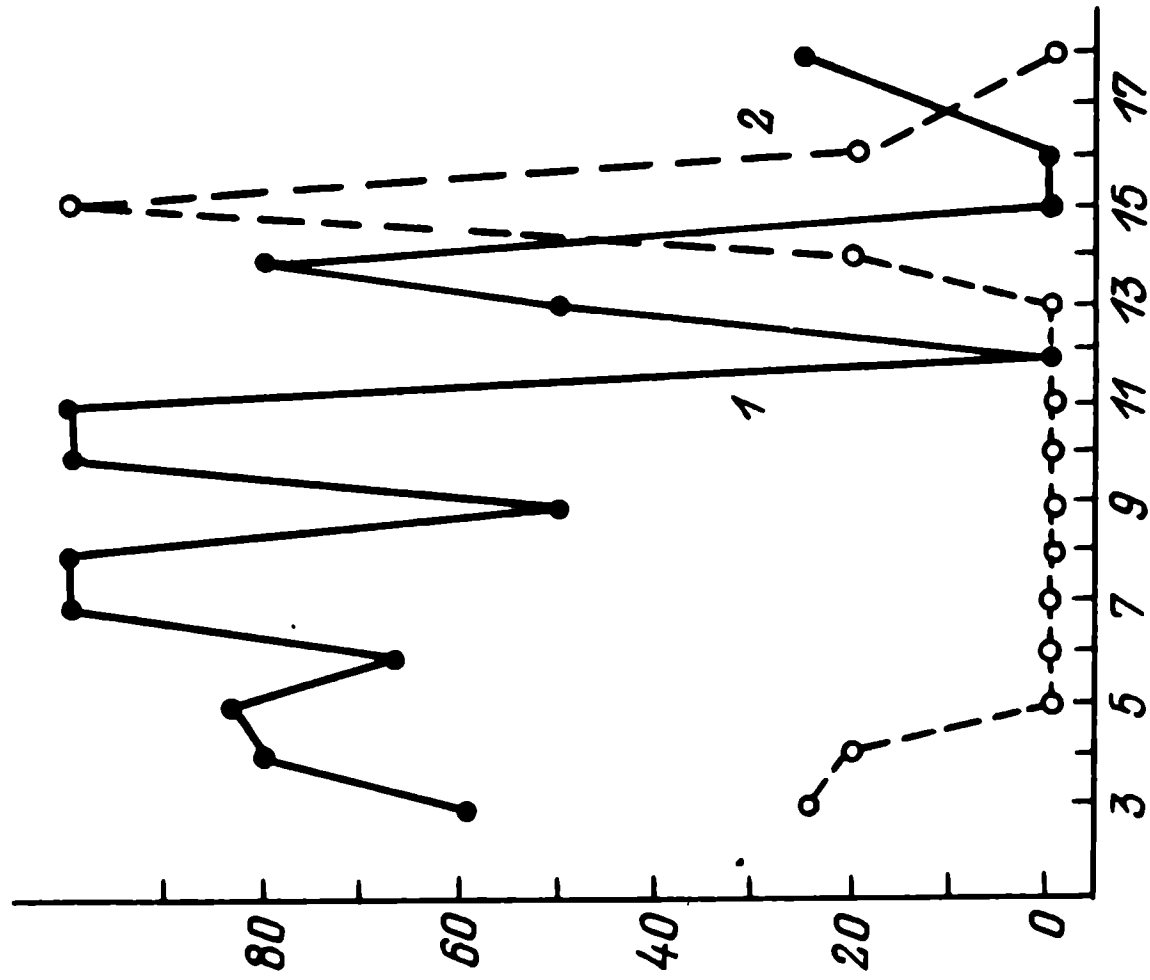


Рис. 3. Распределение доли тощих и жирных круглоносовых плавунов, отловленных в светлое время суток на оз. Акколь осенью 1982 г.:

1 — балл жира «нет», 2 — балл жира «средне». По оси абсцисс — как на рис. 1, по оси ординат — доля (%) птиц каждого балла жирности
 Per cents distribution of lean and fat birds in *Phalaropus lobqtus* netted during day-time in Akkol lake in autumn 1982:
 1: fat class „no“, 2: fat class „middle“ On the absciss: see Fig. 1, on the ordinate: per cents of the birds in every fat class

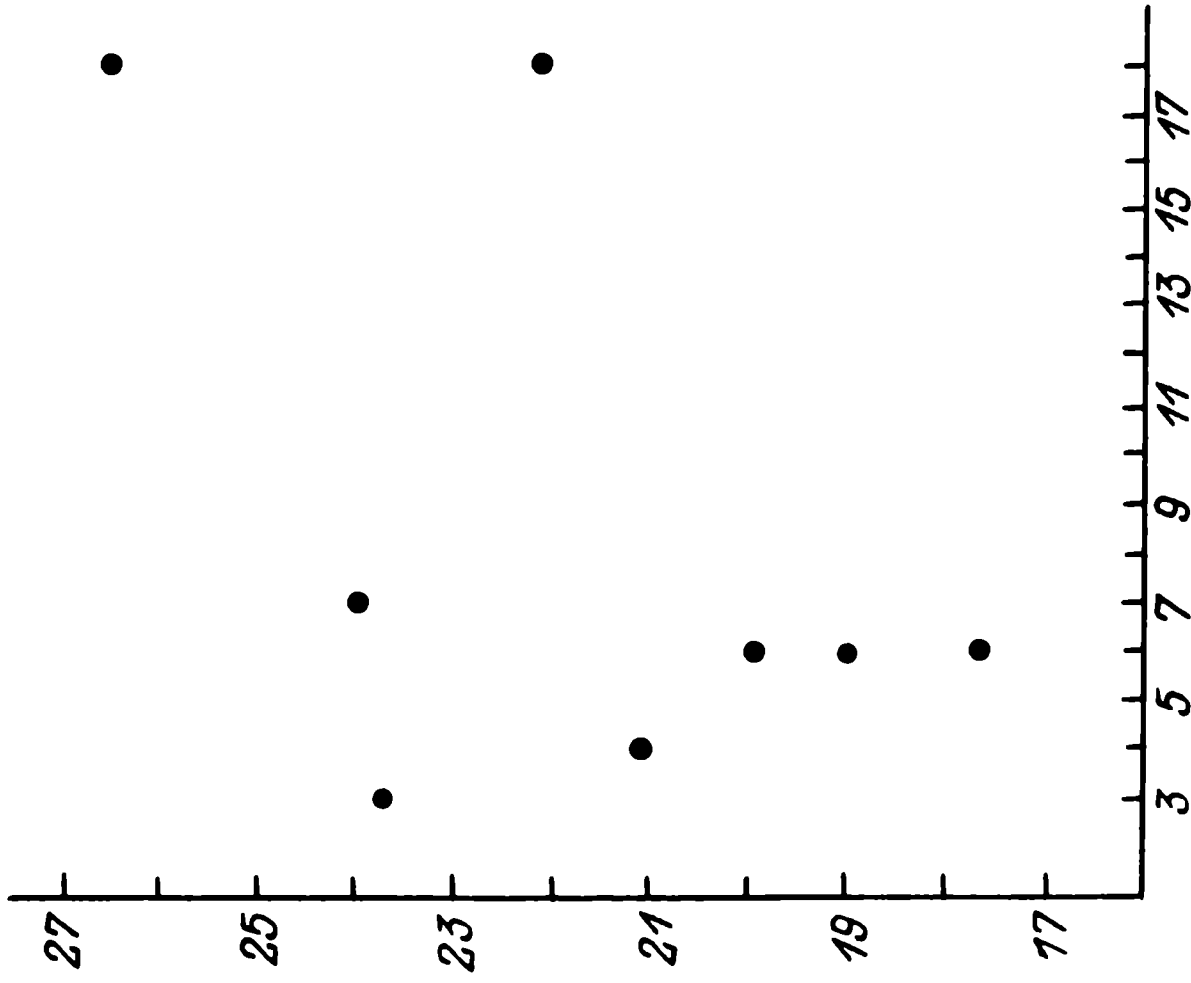


Рис. 4. Распределение массы тела у куликов-воробьев, отловленных в течение светлой части суток на оз. Акколь осенью 1982 г.

Обозначения как на рис. 2

Diurnal rhythm of body mass in *Calidris minutus* netted during day-time in Akkol lake in autumn 1982

For explanation see Fig. 2

2 — маложирными и 1 имела балл жирности «средне». Масса тела добытых здесь особей была ниже, чем в пункте Акколь ($\bar{x}=21.74\pm0.53$ г, пределы 19.8—24.0 г, $n=7$).

8 мая 1988 г. в долине р. Амударьи возле скважины добыты 8 особей из одной стаи. 2 птицы из 8 (самец и самка) имели еще не законченную предбрачную линьку контурного оперения. Масса тела обследованных птиц колебалась от 21.9 до 27.0 г ($\bar{x}=24.18\pm0.70$ г) и значительно отличалась от массы птиц, пойманных на оз. Акколь и добытых в пустыне Кызылкум. По-видимому, условия для кормежки и жиронакопления весной значительно лучше, чем осенью. Это подтверждается тем, что масса осенних птиц ($\bar{x}=22.24\pm0.63$ г, $n=17$), достоверно ниже, чем весенних ($\bar{x}=24.21\pm0.61$ г, $n=9$, критерий Стьюдента, $t=2.25$, $p<0.05$).

Остальные виды куликов пойманы и добыты в значительно меньшем количестве (см. табл. 1 и 2). Относительно их районов гнездования рассматриваемые виды куликов можно разделить на две группы. У 3 видов (*Charadrius alexandrinus*, *Ch. leschenaulti*, *Vanellochettusia leucura*) районы гнездования полностью находятся в аридной зоне. У 2 видов (*Actitis hypoleucos*, *Charadrius dubius*), гнездящихся в основном в умеренных широтах, ареал охватывает и часть аридной зоны. Представители этих видов либо не имели видимых жировых запасов, либо были маложирными. Некоторые особи имели явные признаки размножения в данном регионе. Так, 8 мая у скважины в долине р. Амударьи добыта пара белохвостых пигалиц, имевшая уже, по-видимому, гнездовой участок, поскольку и самец и самка имели сильно развитые гонады и высокую массу тела (143.0 и 160.1 г соответственно). Один молодой морской зуек на Акколе 25 августа еще интенсивно линял и имел сильно отличающуюся от остальных птиц минимальную длину крыла (95 мм) и массу тела (25.6 г), что также указывает на местное происхождение этой особи.

Большинство видов — представители умеренных и северных широт (*Gallinago gallinago*, *Philomachus pugnax*, *Tringa glareola*, *Calidris temmincki*, *Charadrius hiaticula*), а некоторые виды гнездятся только на арктическом побережье (*Phalaropus lobatus*, *Calidris alpina*, *C. ferruginea*, *C. minutus*, *Arenaria interpres*). Преобладающее большинство обследованных особей этих видов также не имело значительных запасов жира, а масса тела была относительно низкой. Это касается в основном состояния птиц, пойманных и добытых в пустынных пунктах (Акколь, Кызылкум), что явно указывает на их неблагоприятность для эффективного питания и жиронакопления. Более благоприятные условия кулики находят в системе Телекольских озер. Так, из 10 добытых там птиц, 6 имели балл жира «мало» и 4 — «много», а тощие птицы вообще отсутствовали. Особенно обращает на себя внимание состояние фифи. Добыты 6 птиц этого вида, из них 4 на Телекольских озерах и 1 в Кызылкумах в осенний период, а также 1 птица весной 19 мая на р. Амударье (Порлатау). 5 птиц из 6

были очень жирными, а 1 имела балл «мало». Масса тела их была высокой ($\bar{x}=64.68 \pm 2.80$ г, пределы 59.8—72.0 г), особенно максимальная (Порлатау).

Прослеживается также тенденция более высокой массы тела и уровня жирности у куликов во время весенней миграции, по сравнению с осенней, что указывает на более благоприятные условия, создающиеся в аридной зоне весной.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР.— М., 1976. 192 с.
- Дольник В. Р. Проблемы миграций птиц через аридные и горные пространства Средней Азии // Орнитология, 1982. Вып. 17. С. 13—17.
- Дольник В. Р. Проблемы пролета птиц в Средней Азии и Казахстане (программа «Азия») // Весенний ночной пролет птиц через аридные и горные пространства Средней Азии и Казахстана.— Л., 1985 а. С. 3—12.
- Дольник В. Р. Энергетические проблемы перелетных птиц в Средней Азии и Казахстане (программа «Азия») // Энергетические ресурсы птиц, перелетающих аридные и горные пространства Средней Азии и Казахстана.— Л., 1985 б. С. 3—6 (Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 137).
- Дольник В. Р. Проблемы миграции птиц над горами Средней Азии осенью (программа «Азия») // Ночные миграции птиц над аридными и горными пространствами Средней Азии и Казахстана.— Л. 1985 в. С. 3—7 (Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 138).
- Дольник В. Р., Яблонкевич М. Л. Методы отлова и прижизненного обследования воробьиных птиц в пустынных и горных районах // Энергетические ресурсы птиц, перелетающих аридные и горные пространства Средней Азии и Казахстана.— Л., 1985. С. 7—10 (Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 137).
- Яблонкевич М. Л., Бардин А. В., Большаков К. В., Попов Е. А., Шаповал А. П. Состояние мелких воробьиных птиц, пролетающих осенью через пустыни Средней Азии // Там же. С. 69—97
- Яблонкевич М. Л., Шаповал А. П., Дольник В. Р. Водные и энергетические ресурсы воробьиных птиц, пролетающих осенью через пустыни Средней Азии // Зоол. журн., 1985. Т. 64. С. 877—887

Summary

A. P. Shapoval, K. V. Bolshakov, N. V. Vinogradova,
M. E. Shumakov, M. L. Yablonkevich

BODY MASS, WING LENGTH AND FAT CLASS OF SOME SPECIES OF WADERS DURING SEASONAL MIGRATIONS IN ARID ZONES OF MIDDLE ASIA AND KAZAKHSTAN

Waders belonging to the several species were examined in autumn 1982 in nine sites and in the spring 1988 in five sites of desert of Middle Asia and Kazakhstan. Data on their body mass, wing length and fat class are presented. Specimens belonging to most species did not have notable fat reserves. Little Stint had different body mass in spring and autumn. Body mass and fat class of Red-necked Phalarope increased slightly during day-time. This points to a possibility of partial competition of losses during the migration flight. However small saline lakes and pools near boring wells in the studied desert regions are apparently not favourable for efficient feeding and fat accumulation in waders.

УДК 598.2:591.543.43—591.185

М. Е. Шумаков, Н. В. Виноградова

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

**ВЗАИМООТНОШЕНИЕ
АСТРОНОМИЧЕСКИХ И ГЕОМАГНИТНЫХ СТИМУЛОВ
ВО ВРЕМЯ МИГРАЦИИ У ОБЫКНОВЕННЫХ
ЧЕЧЕВИЦ (CARPODACUS ERYTHRINUS)**

При исследованиях относительной роли зрительных и невизуальных ориентационных стимулов у чечевиц, пойманных на трассе пролета в южной Туркмении, не получено подтверждения приоритета магнитной информации в период миграции. Птицы, постоянно содержащиеся под открытым небом в естественном геомагнитном поле, при проверках в закатные и ночные часы в искусственном магнитном поле, противоположном естественному, весной и осенью избирали сезонный миграционный азимут относительно астрономического, а не магнитного севера. Длительная изоляция от зрительных ориентиров стимулировала использование магнитного поля. Противоречия результатов относительно приоритета астрономических и геомагнитных факторов в существующих публикациях могут быть связаны с особенностями функционирования ориентационного комплекса при различных условиях содержания птиц в эксперименте.

Установлено, что врожденное направление миграции в онтогенезе может быть реализовано первично как по оси вращения звездного неба, так и по геомагнитному полю. В условиях доступности любого из этих факторов при исключении альтернативного в премиграционный период наблюдалось развитие ориентации, соответствующей азимуту естественной миграции исследуемых видов (Emlen, 1969, 1972; Bingman, 1981, 1983a; Beck, Wiltschko, 1982). Звездные стимулы в онтогенезе имеют большее значение: по ним осуществлялась настройка магнитного компаса в тех случаях, когда птиц выращивали в условиях искусственно созданных аномальных пространственных отношений двух основных ориентирующих факторов (Bingman, 1983, 1984; Bingman, Beck, Wiltschko, 1985). Экспериментальные исследования, проведенные с несколькими видами, пойманными во время миграции, демонстрируют, что во время пролета эти виды, проверенные в условиях, когда астрономические и магнитные стимулы дают противоречивую информацию, ориентируются по магнитному полю, несмотря на ошибочность избираемого направления относительно видимой картины звездного неба (Wiltschko, Wiltschko, 1975a, b; Bingman,

1987; Bingman, Wiltschko, 1988; Beason, 1987). Эти результаты объясняются как следствие изменения значимости астрономических и магнитных факторов в миграционный период (Wiltschko, Wiltschko, 1990). В то же время ряд данных указывает на приоритет зрительных стимулов в конфликтных ситуациях (Emlen, 1967; Mooge, 1980, 1985).

Одной из причин полученных противоречий могут быть методические особенности разных исследований. Следует отметить, что доминантная роль магнитного поля установлена при содержании экспериментальных птиц в закрытых помещениях изолированно от зрительных астрономических ориентиров, при открытом содержании большее значение приобретали зрительные стимулы.

В 1988—1989 гг. мы исследовали относительное значение астрономических и невизуальных стимулов в миграционной ориентации дальнего ночного мигранта — обыкновенной чечевицы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проведена в южной Туркмении в районе ст. Тахта-Базар ($36^{\circ} 10' \text{ N}$; $65^{\circ} 50' \text{ E}$) в весенний и осенний миграционные периоды. Сроки проведения исследований в оба года не различались: 28.4—2.6 — весной, 25.9—16.10 — осенью. Птиц отлавливали паутинными сетями в тугайной полосе дельты р. Мургаб. Весь период исследования они круглосуточно находились под открытым небом, в деревянных садках с верхом из капроновой сети. Таким образом, в отличие от сходных опытов со славками и зарянками, которых между опытами содержали изолированно от солнца и звезд в закрытых помещениях (Wiltschko, Wiltschko, 1975 a, b; Bingman, 1987), наши птицы большую часть суток имели возможность воспринимать все основные значимые факторы при их естественных пространственных отношениях и осуществлять взаимный контроль предоставляемой ими информации.

Индивидуальные проверки ориентации контрольных групп птиц проводили в закатные и ночные часы в клетках Эмлена (Emlen, Emlen, 1966), установленных под открытым естественным небом или клетках, закрытых винипластовыми экранами, препятствующими восприятию информации, связанной с солнцем и обзором звездного неба. Параметры геомагнитного поля во внутреннем пространстве клеток соответствовали естественным значениям ($T=49060 \text{ нт}$, $I=52^{\circ}$, $D=+3^{\circ}$).

Птиц экспериментальных групп в закатные и ночные часы проверяли под естественным ясным небом в искусственном магнитном поле, равном местному по интенсивности, но смещенном по направлению на 180° . В этой аномальной ситуации направление магнитного севера было противоположно направлению естественного геомагнитного севера и соответствовало астрономическому югу.

6 птиц из осенней контрольной группы с 15 по 31.10.1988 г. содержали и тестировали в клетках в изоляции от астроориентиров после перевозки самолетом в г. Санкт-Петербург, а затем в пос. Рыбачий Калининградской области. Ориентацию птиц, которым из значимых факторов было доступно только окружающее геомагнитное поле, проверяли в ночные часы при подсветке 0.2 лк. В Рыбачьем после опытов в естественном геомагнитном поле чечевиц проверяли в искусствен-

ном поле с инвертированной горизонтальной составляющей, равном естественному по величине, и в вертикальном поле пониженной интенсивности.

Аномальные магнитные поля создавали в стационарных или транспортируемых кольцах Гельмгольца диаметром 2 или 1.5 м с обмотками по 200 и 150 витков медного провода сечением 1 мм. Для создания искусственного магнитного поля с инвертированной горизонтальной составляющей использовали пару колец, строго ориентированную по геомагнитному меридиану. При отключенном питании во внутреннем пространстве колец сохранялось естественное геомагнитное поле, параметры которого не отличались от значений в окружающих контрольных точках. Пропуская ток расчетной величины, создавали искусственное поле, в 2 раза превышающее величину горизонтальной составляющей естественного местного поля, но противоположно ей направленное; в этом случае результирующее поле, равное естественному, было направлено к югу. При равных, но противоположно направленных искусственном поле и естественной горизонтальной составляющей внутри колец создавали вертикальное ненаправленное поле, близкое по величине естественной вертикальной составляющей.

Параметры естественного и искусственного полей периодически контролировали. Величину полного вектора напряженности T измеряли магнитометром ММП-203, наклонение (I) при помощи буссоли магнитометра М-1, величины горизонтальной (H) и вертикальной (Z) составляющих местного геомагнитного поля рассчитывали по формулам:

$$H=T \cdot \cos I; Z=T \cdot \sin I.$$

Блок регистрирующих клеток был укреплен в центральной части колец. В этих исследованиях использованы клетки Эмлена с модифицированным способом регистрации миграционной активности, исключающим искажение результатов за счет «зашумления» записей следами, оставляемыми оперением. В нашем варианте окраска листа содержала только следы, точно фиксирующие положение оси тела при старте.

Рисунок распределения активности, полученный в каждом опыте, анализировали по 12 тридцатиградусным секторам, соответствующим определенному диапазону географических азимутов. Окраску каждого сектора оценивали в баллах от 0 до 20, и по этим данным методами круговой статистики рассчитывали средний азимут ориентации в опыте. Из анализа исключали только записи с низким уровнем активности, где значение максимального балла было меньше. На основании азимутов, полученных в опытах с одинаковыми условиями, вычисляли средний азимут ориентации A и параметр концентрации r . Достоверность проявляемой ориентации и ее соответствие направлениям весенней и осенней миграции, определенной в контрольных опытах 1988 г. оценивали по критериям Рейли и V -тест (Batschelet, 1972). Достоверность различий азимутов, полученных при отличающемся наборе доступных ориентирующих факторов и изменении их пространственных отношений, определяли по критерию Уотсона—Вильямса (Batschelet, 1965).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Контрольные группы чечевниц, пойманные в промежуточной точке миграционной трассы и проверенные здесь в закатные и

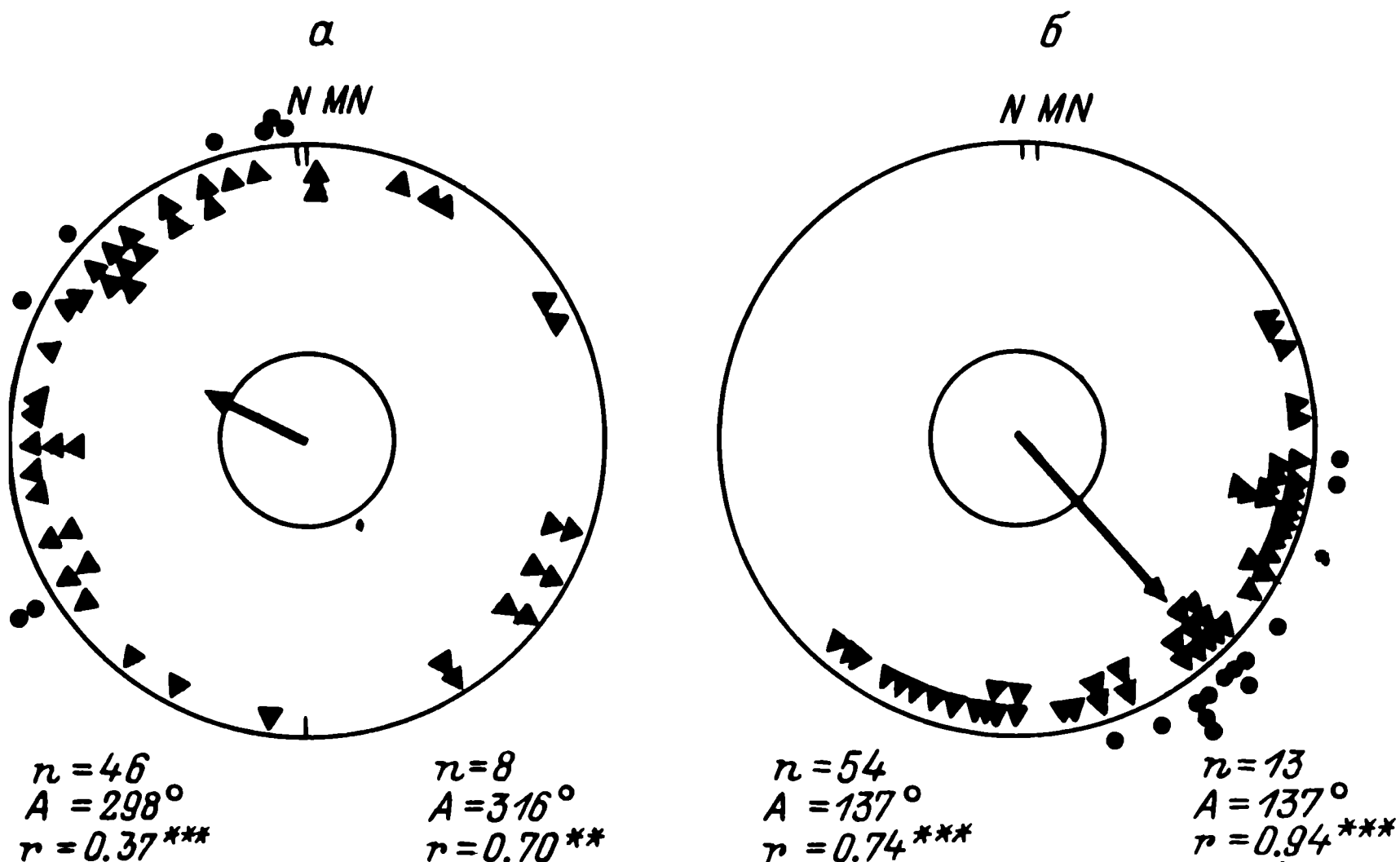


Рис. 1. Ориентация контрольных чечевниц, пойманных на пролете в Южной Туркмении весной (а) и осенью (б). Регистрации проводились в клетках Эмлена в закатные и ночные часы под ясным небом и в естественном геомагнитном поле

Здесь и на последующих рисунках *треугольниками внутри* окружности обозначены азимуты, полученные в отдельных опытах, отсчитываемые по часовой стрелке от географического севера $N=0^\circ$ MN — положение магнитного севера. *Точки снаружи* — средние индивидуальные азимуты отдельных птиц, *стрелка в центре* — средний азимут ориентации группы (r) в долях радиуса окружности, принимаемого за 1. *Окружности в центре* — порог достоверности среднего азимута группы по Рейли-тесту ($P<0.05$ — прерывистая линия; $P<0.01$ — сплошная линия). Количество суммированных азимутов (n), значение среднего азимута (A) и величина вектора (r) приведены слева под рисунком. Справа — те же параметры, вычисленные по значениям средних индивидуальных азимутов. Символы «*» иллюстрируют уровень достоверности проявляемой ориентации по Рейли-тесту (* — $P<0.05$, ** — $P<0.01$, *** — $P<0.001$). P_V — достоверность соответствия ориентации миграционному азимуту, полученному в районе поймки (V-тест). P_M — достоверность соответствия ориентации сезонному азимуту, избираемому относительно магнитного поля (V-тест)

Orientation of control Scarlet Grosbeaks captured during migration in South Turkmenia and housed under open condition. Spring (a) and autumn (b) night tests in Emlen's cages were carried out under clear sky in local geomagnetic field ($T=49100$ нт, $I=52^\circ$, $MN=3^\circ$)

ночные часы под естественным ясным небом и в местном геомагнитном поле, проявили достоверную северо-западную направленность весной и юго-восточную осенью (рис. 1, а, б). Средние групповые азимуты достоверно отличались в оба сезона ($P<0.01$ по тесту Уотсон—Вильямс). Концентрация средних индивидуальных направлений была выше в осенний период. Азимуты ориентации птиц и поздние сроки пролета позволяют предполагать их принадлежность к европейским популяциям.

В опытах под открытым небом птицы проявили высокий уровень активности (модальное значение индекса активности — 53 весной, 15 — осенью).

Ориентация птиц осенней контрольной группы в условиях изоляции от астрономических ориентиров под винипластовыми

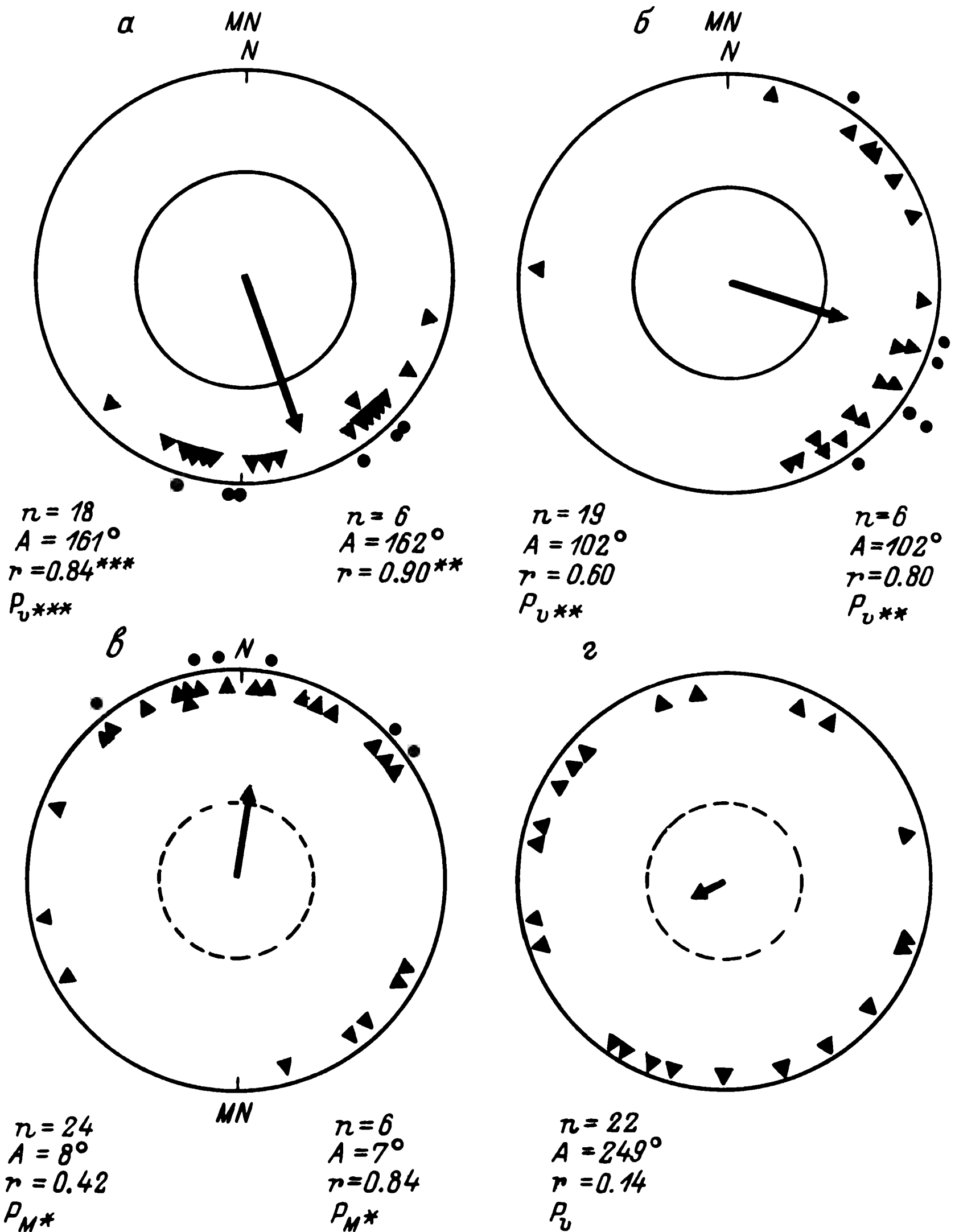


Рис. 2. Осенняя ночная ориентация чечевич, перевезенных в Санкт-Петербург и пос. Рыбачий. Птиц содержали в изоляции от астроориентиров и проверяли в закрытых клетках при равномерном искусственном освещении и разных параметрах окружающего магнитного поля:

а — С.-Петербург, естественное поле ($T=49900$ нт, $I=72^\circ$, $MN=0^\circ$); б — пос. Рыбачий, естественное поле ($T=50100$ нт, $I=68^\circ$, $MN=0^\circ$); в — пос. Рыбачий, инверсия H ($T=50100$, $I=68^\circ$, $MN=180^\circ$); г — пос. Рыбачий, вертикальное поле ($T=47000$, $I=90^\circ$). Обозначения см. рис. 1

Autumn night orientation of Scarlet Grosbeaks transported to St.-Petersburg and to Rybachy. Birds were housed without celestial cues and tested under uniform artificial illumination in different magnetic fields:

а — St.-Petersburg, natural field ($T=49900$ нт, $I=72^\circ$, $MN=0^\circ$); б — Rybachy, natural field ($T=50100$ нт, $I=68^\circ$, $MN=0^\circ$); в — Rybachy, inverted field ($T=50100$ нт, $I=68^\circ$, $MN=180^\circ$); г — Rybachy, vertical field ($T=47000$ нт, $I=90^\circ$)

кранами достоверно соответствовала азимуту, который они избирали в открытых клетках ($n=42$, $A=89^\circ$, $r=0.31$, $P_R<0.05$, $P_V<0.05$). В этих условиях в 40% случаев птицы не были активны. Модальные значения индекса активности были ниже, чем под открытым небом (23). Более соответствия ориентации в закрытых условиях миграционному азимуту наблюдалось в более поздних повторных опытах. Установленная способность к невизуальной ориентации может рассматриваться как косвенное подтверждение использования геомагнитного поля.

Значение магнитного поля как фактора, определяющего ориентацию чечевид в изоляции от астрономических ориентиров, было установлено в опытах с птицами контрольной группы, перевезенных в г. Санкт-Петербург, а затем в пос. Рыбачий. 6 птиц этой группы в течение второй половины октября 1988 г. весь период авозов содержались в закрытых садках, не видя естественного неба.

При проверках на широте Санкт-Петербурга в ночные часы экранированных клетках, установленных в закрытом помещении равномерной искусственной подсветкой, при естественном геомагнитном поле этого района, птицы в 38% регистраций не имели активности. 18 значимых азимутов концентрировались в ограниченном секторе. Ориентация группы в целом так же, как разброс средних индивидуальных азимутов, свидетельствовали о достоверном соответствии миграционному азимуту, полученному в Туркменинии (рис. 2, а).

Регистрация в естественном поле в районе пос. Рыбачий птиц той группы также выявила достоверную направленность, соответствующую азимуту, который был зарегистрирован в месте отлова при одновременной доступности астрономических и магнитных стимулов (рис. 2, б). В этом же районе в искусственном магнитном поле с инвертированной горизонтальной составляющей птицы проявили достоверные отличия в направленности от азимутов, собираемых в естественном поле (рис. 2, в). Изменение азимута достоверно соответствовало направлению осенней миграции, выбранному относительно нового положения магнитного севера ($P<0.05$ по V-тесту). В ненаправленном вертикальном поле пониженной интенсивности без видимых зрительных ориентиров распределение азимутов достоверно не отличалось от случайного распределения (рис. 2, г).

Манипуляции со смещенным полем показывают, что у чечевид, находящихся длительное время в изоляции от зрительных ориентирующих стимулов, выбор миграционного направления осуществляется на невизуальной основе по магнитному полю. Реакции проверенных нами птиц соответствовали модели использования параметров поля, установленных в работе Вилчко (Wiltshko, Wiltshko, 1972).

Весной и осенью 1989 г. оценивали относительную роль астрономических и магнитных стимулов. Основные группы экспери-

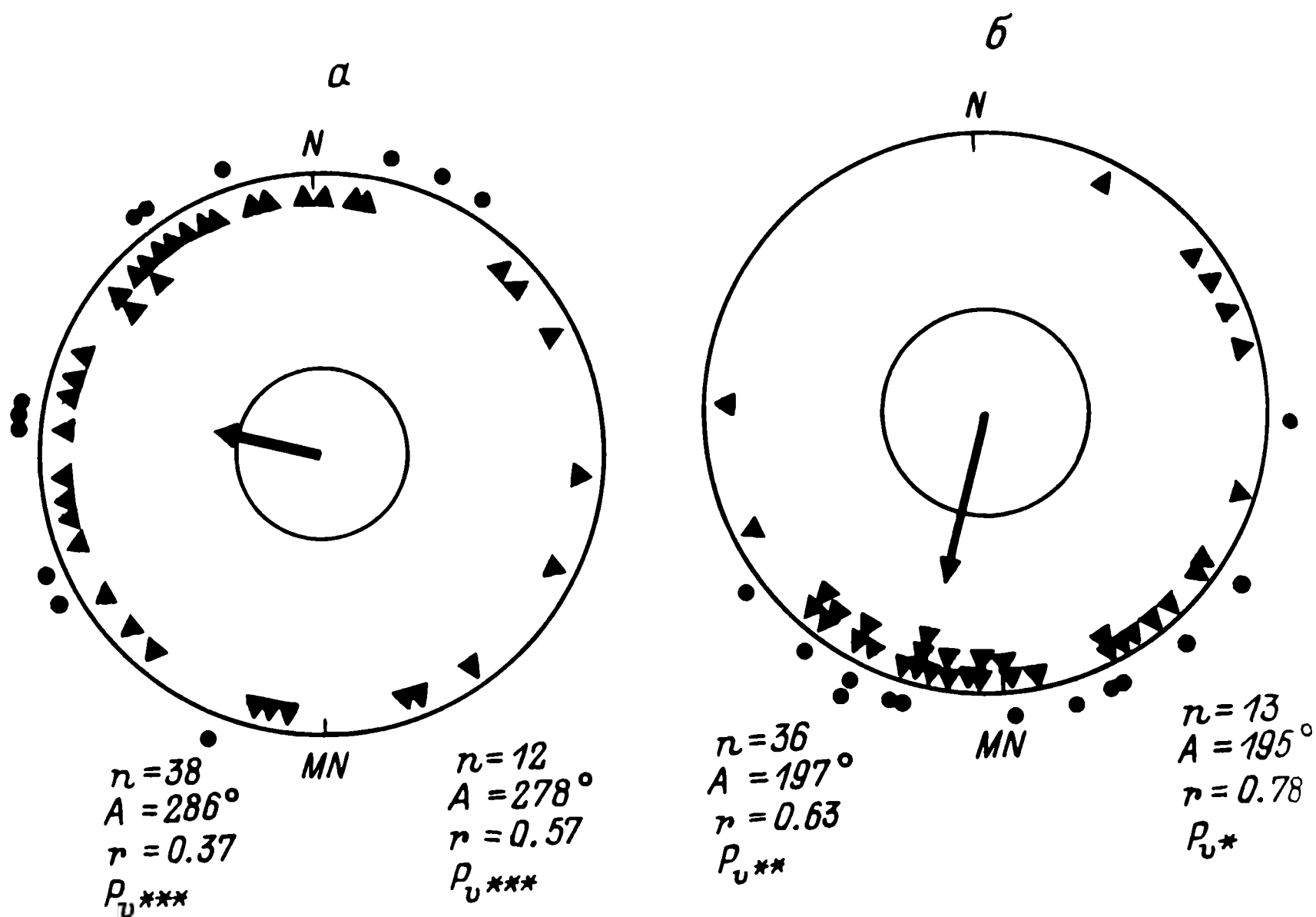


Рис. 3. Ориентация экспериментальных чечевиц, проверенных во время миграции в Туркмении. Птиц круглосуточно держали под открытым небом в естественном геомагнитном поле. Регистрации проводили в клетках Эмлена под ясным небом в искусственном магнитном поле с инвертированной горизонтальной составляющей ($MN=183^\circ$)

a — весна, *б* — осень. Обозначения см. рис. 1

Orientation of experimental Scarlet Grosbeaks captured on spring (*a*) and autumn (*b*) migration in Turkmenia. Birds were housed under open sky and natural geomagnetic field and tested in Emlen's cages at sunset and night in the conflicting situation, when celestial and magnetic field gave different information

ментальных особей, пойманные на трассе миграции и постоянно содержащиеся под открытым небом, в естественном магнитном поле с заката до восхода, регистрировались в клетках Эмлена внутри колец Гельмгольца при искусственном поле, смещенном на 180° относительно направления естественного геомагнитного поля. В случае предпочтительного использования магнитной информации естественно было ожидать изменения ориентации соответственно смещению поля, в то время как приоритет астрономических стимулов предполагал сохранение естественного миграционного направления. Однако в оба сезона реакции птиц при естественном и смещенном поле достоверно не отличались. Несмотря на неестественное направление магнитного поля, ориентация птиц строго соответствовала миграционному азимуту относительно географического, а не магнитного севера. Это указывает на основное значение зрительных стимулов при ориентации в конфликтных ситуациях (рис. 3, *a*, *б*).

Ориентационное поведение чечевид, как и многих других видов, проверяемых в экспериментальных клетках, предполагает сохранение в этих условиях врожденного миграционного азимута при доступности необходимых ориентирующих стимулов. В рассматриваемых опытах это наблюдалось у контрольных групп чечевид, постоянно воспринимающих все основные ориентиры: звездное небо, естественное геомагнитное поле и факторы, связанные с солнцем. Показателем большей значимости зрительной или не-визуальной информации при ориентации в клетке является выделение фактора, относительно которого происходит выбор миграционного направления в случаях их аномальных пространственных отношений. Ориентация относительно астрономического, а не магнитного севера в опытах под естественным ясным небом и в инвертированном магнитном поле не подтверждает приоритета магнитных стимулов в комплексе факторов, используемых мигрирующими чечевидами в период регистрации. Поведение птиц соответствовало модели доминирования астрономической ориентации несмотря на противоречащую информацию, диктуемую одновременно присутствующим смещенным магнитным полем.

Полученные данные отличаются от результатов исследований с другими видами птиц при сходной программе опытов, но ином способе их содержания (Wiltshko, Wiltshko, 1975 a, b; Bingman, 1987). В этих работах 3 вида европейских славков и зарянки, пойманные на трассе пролета, при проверках в ночные часы под естественным небом, но в смещенном магнитном поле ориентировались соответственно измененному направлению поля. Между повторными регистрациями птиц содержали изолированно от астрономических ориентиров. Отдельные виды с разной скоростью изменяли ориентацию и позже, при тестах в вертикальном ненаправленном магнитном поле, сохраняли новый азимут относительно звезд. Таким образом, они перенастраивали астрономическую ориентацию соответственно измененному направлению магнитного поля.

В нашем исследовании чечевиды могли постоянно использовать весь набор значимых ориентиров и взаимно контролировать получаемую информацию. Только раз в 1—3 дня при регистрациях в клетках Эмлена астрономические и магнитные стимулы давали противоречивую информацию, в остальное время они оставались в нормальных пространственных отношениях. Весной и осенью в ряде последовательных опытов в течение 15—20-дневного периода экспериментальные чечевиды не реагировали на измененное магнитное поле и в создаваемой конфликтной ситуации избирали миграционное направление относительно зрительных стимулов.

Отсутствие реакции на инвертированное поле не есть следствие нечувствительности чечевид к этому фактору. На это

указывают данные, демонстрирующие их способность к магнитной ориентации при блокировании зрительных стимулов (рис. 2 б, в). Это не связано также с трудностями осуществления магнитной ориентации в клетке Эмлена при малых углах наклона поля (Wallraff, Gelderloos, 1978). В изоляции от астроориентиров чечевицы точно ориентировались в естественном геомагнитном поле района исследований с наклоном 52° .

Различия поведения птиц, по-видимому, объясняются спецификой экспериментальных ситуаций, изменяющих характер взаимодействия зрительных и невизуальных стимулов во время проведения исследования. При закрытом содержании экспериментальных птиц стереотип ориентационного поведения может перестраиваться на использование постоянно доступной магнитной информации и сохраняться в менее продолжительные периоды опытов при видимых астроориентирах, как это наблюдалось в исследованиях со славками и зарянками. В то же время при постоянно доступных зрительных стимулах процесс ориентации может осуществляться на их основе без привлечения магнитного поля.

Астрономические стимулы с большей готовностью используются мигрантами в экспериментальной клетке, в то время как в изоляции от них в естественном геомагнитном поле точная направленность не проявлялась длительное время, особенно если птиц содержали под открытым небом (Шумаков, 1967; Шумаков, Виноградова, 1970). В эксперименте ночные мигранты с развитыми ориентационными способностями используют не только звездное небо (Emlen, 1967), но и информацию, связанную с солнцем (Moore, 1980, 1985; Katz, 1985; Able, 1982). Доминирующая роль этих стимулов для ориентации птиц отмечена и в естественном миграционном полете (Emlen, Demong, 1978).

Наши данные не подтверждают приоритета геомагнитной информации у чечевиц, пойманных на трассе пролета и содержащихся при постоянной доступности астрономических и магнитных стимулов. Очевидное предпочтение зрительной информации отражает функциональные особенности ориентационного поведения чечевиц в этих условиях, реализуемого без учета направления окружающего магнитного поля.

ЛИТЕРАТУРА

- Шумаков М. Е. Исследования миграционной ориентации воробьиных птиц // Вестник ЛГУ, серия биол., 1967. Вып. 3. С. 106—118.
- Шумаков М. Е., Виноградова Н. В. Ориентация птиц, лишенных возможности использовать астрономические ориентиры. // Орнитология в СССР, 1970. Т. 2. С. 135—143. (Матер. 7 Прибалт. орнитол. конф., Ашхабад).
- Able K. P. Skylight polarization pattern at dusk influence migratory orientation in birds. // Nature, 1982. Vol. 299. P. 550—551.
- Batschelet E. Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms. // A.I.B.S. Monograph. Washington, D. C., 1965. P. 57.

- Batschelet E.* Resent statistical methods for orientation data. // *Animal Orientation and Navigation*, NASA SP-262, US Gov. Print. Off., Washington, D. C., 1972. P. 61—93.
- Beason R. C.* Interaction of visual and non-visual cues during migratory orientation by the Bobolink (*Dolichonyx orizivorus*). // *J. Ornithol.*, 1987 Vol. 128. P. 317—324.
- Beck W., Wiltschko W.* The magnetic field as reference system for the genetically encoded migratory direction in Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca* Pallas). // *Z. Tierpsychol.*, 1982. Vol. 69. P. 41—46.
- Bingman V. P.* Savannah Sparrows have a magnetic compass. // *Anim. Behav.* 1981. Vol. 29. P. 962—963.
- Bingman V. P.* Importance of the earth's magnetism for the sunset orientation of migratory naive Savannah Sparrows. // *Monitore Zool. Ital. (N. S.)*, 1983. Vol. 17. P. 395—400.
- Bingman V. P.* Night sky orientation of migratory Pied Flycatchers raised in different magnetic fields. // *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1984. Vol. 15. P. 77—80.
- Bingman V. P.* Earth's magnetism and the nocturnal orientation of migratory european robins. // *Auk*, 1987. Vol. 104. P. 523—525.
- Bingman V. P., Beck W., Wiltschko W.* Ontogeny of migratory orientation: a look at the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. // *Contr. in Marine Sciences (Port Aransas, Texas)*, 1985. Vol. 27. P. 544—553.
- Bingman V. R., Wiltschko W.* Orientation of Dunnock (*Prunella modularis*) at sunset. // *Ethology*, 1988. Vol. 77. P. 1—9.
- Emlen S. T.* Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. Part 1. The evidence for use of celestial cues. // *Auk*, 1967. Vol. 84. P. 309—342.
- Emlen S. T.* The development of migratory orientation in young Indigo Buntings. // *Living bird*, 1969. P. 113—126.
- Emlen S. T.* The ontogenetic development of orientation capabilities. // *Animal Orient. a. Navig.* Eds. S. R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G. J. Jacobs a. R. E. Belleville. NASA SP-262. US Gov. Print. Off., Washington. D. C., 1972. P. 191—210.
- Emlen S. T., Emlen J. T.* A technique for recording migratory orientation of captive birds. // *Auk*, 1966. Vol. 83. P. 361—367.
- Emlen S. T., Demong N. J.* Orientation strategies used by freeglying bird migrants: a radar tracking study. // *Animal Migr., Navig. a. Homing.* Eds. K. Schmidt-Koenig a. W. T. Keeton. Springer Verlag. Berlin. Hedelberg. N-Y, 1978. P. 283—293.
- Katz Y. B.* Orientation behavior of the European Robin (*Erithacus rubecula*). // *Anim. Behav.*, 1985. Vol. 33. P. 825—828.
- Moore F. R.* Solar cues in the migratory orientation of the Savannah Sparrow, *Passerculus sandwichensis*. // *Anim. Behav.* 1980. Vol. 28. P. 684—704.
- Moore F. R.* Integration of environmental stimuli in the migratory orientation of the Savannah Sparrow (*Passerculus sandwichensis*). // *Anim. Behav.*, 1985. Vol. 33. P. 657—663.
- Wallraff H. G., Gelderloos O. G.* Experiments on migratory orientation of birds with simulated stellar sky and geomagnetic field: Method and preliminary results. // *Oikos*, 1978. Vol. 30. P. 207—215.
- Wiltschko W., Wiltschko R.* Magnetic compass of european robins. // *Science*, 1972. Vol. 176. P. 62—64.
- Wiltschko W., Wiltschko R.* The interaction of stars and magnetic field in the orientation of night migrating birds. I. Autumn experiments with European warblers (gen. *Sylvia*). // *Z. Tierpsychol.*, 1975a. Vol. 37. P. 337—355.
- Wiltschko W., Wiltschko R.* The interaction of stars and magnetic field in the orientation of night migrating birds. II. Spring experiments with european robins (*Erithacus rubecula*). // *Z. Tierpsychol.*, 1975b. Vol. 39. P. 265—282.
- Wiltschko W., Wiltschko R.* Magnetic orientation and celestial cues in migratory orientation. // *Experientia*, 1990. Vol. 46. N 4. P. 342—352.

S u m m a r y

M. E. Shumakov, N. V. Vinogradova

INTERRELATION OF ASTRONOMICAL AND GEOMAGNETIC CUES DURING MIGRATION IN SCARLET GROSBEAKS (CARPODACUS ERYTHRINUS)

The investigation of relationship between the astronomical and geomagnetic orientational cues was carried out in Scarlet Grosbeak during spring and autumn migrations 1988—1989. Birds caught in south Turkmenia ($36^{\circ}10' \text{ N}$, $65^{\circ}50' \text{ E}$) housed under open sky in natural local geomagnetic field. Orientation of birds in the Emlen cages under natural celestial cues and local geomagnetic field (control group) and in conflict experimental situation was tested when the direction of artificial magnetic field was shifted at 180° (experimental group). In both migration seasons experimental birds have not shown reaction on changed magnetic field (Fig. 3 *a, b*) and choose migratory direction relatively celestial cues like a controls birds (Fig. 1 *a, b*). 6 birds housed without vision sun and stars had normal orientation in natural magnetic field and altered direction in accordance of changed field direction (Fig. 2). Contradictory results about dominancy of the visual sky and magnetic orientation can be explained by functional peculiarities of the orientation mechanism in migrating birds in different conditions.

УДК 598.8:591.543.43:591.134.5+591.3

**М. Л. Яблонкевич, Н. В. Виноградова, А. П. Шаповал,
М. Е. Шумаков**

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

**РЕЗУЛЬТАТЫ ПРИЖИЗНЕННОГО ОБСЛЕДОВАНИЯ
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ,
ПОЙМАННЫХ ВЕСНОЙ И ОСЕНЬЮ
В ДОЛИНЕ РЕКИ МУРГАБ (ТУРКМЕНИЯ)**

Изложены результаты прижизненного изучения показателей миграционного состояния некоторых видов воробьиных птиц (масса тела, длина крыла, жирность), пойманных во время пролета. Отлов проводился разными группами исследователей в одном и том же месте в 1988 и 1989 гг. Выявлены межсезонные и межгодовые различия в массе тела, длине крыла и энергетических показателях птиц. Показано, что межсезонные различия имеют объективный характер и обусловлены определенными физиологическими процессами, присущими птицам осенью и весной. Появление же межгодовых различий, по-видимому, обязано субъективным навыкам исследователей, при этом качественные показатели определяются менее адекватно, чем количественные. Обсуждается роль тугайных биотопов в успешном осуществлении миграций птиц в аридных районах Средней Азии.

По птицам Туркмении есть много фаунистических работ. Основное внимание в этих исследованиях уделено гнездящимся видам, тогда как о пролетных сведения весьма отрывочны. Отсутствуют и количественные исследования состояния птиц в тот или иной период годового цикла. Такие данные могут быть получены путем прижизненного обследования пойманных птиц (Виноградова и др., 1976). В рамках научной программы «Азия», проводившейся по инициативе биологической станции ЗИН РАН, в разных пунктах Средней Азии поймано и обследовано значительное количество птиц, у которых регистрировались масса тела, длина крыла и энергетическое состояние (Яблонкевич и др., 1985 а, б; Виноградова и др., 1985), однако в связи со сравнительно коротким временем отлова в каждом пункте и отсутствием повторного сбора материала в другие годы и сезоны провести детальный анализ этих показателей не представлялось возможным. Не вполне ясным оставался и вопрос о том, насколько значительны межсезонные и межгодовые различия в массе тела и энерге-

тическом состоянии птиц в среднеазиатском регионе. Продвигнуться в решении этих вопросов позволили результаты последующих экспедиций. Весной и осенью 1988 и 1989 гг. в одном и том же месте, в долине р. Мургаб, проводились длительные отловы птиц. Из-за удачного расположения места отлова некоторые виды птиц были пойманы в больших количествах, что позволило провести более основательный анализ их состояния в разные сезоны и годы. Результаты данной работы ценны в двух отношениях. Во-первых, количественные данные о состоянии птиц в этих районах Туркмении до настоящего времени отсутствуют, а возможность их получения с каждым годом снижается из-за того, что естественные биотопы, подобные этому (тугаи и прибрежные заросли), в большинстве районов Средней Азии разрушаются и исчезают под натиском хлопковых полей и многократных обработок ядохимикатами. Во-вторых, полученные данные позволяют оценить, в какой степени результаты прижизненного обследования птиц при кратковременных отловах в разных местах и разными исследователями могут быть использованы для выявления общей картины и особенностей миграций в обширном среднеазиатском регионе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отлов птиц проводили в 1988 г. с 21 по 29 апреля и с 17 сентября по 16 октября, а в 1989 г. с 23 апреля по 31 мая, с 28 августа по 4 сентября и с 28 сентября по 17 октября.

Пункт отлова был расположен на берегу р. Мургаб ($36^{\circ}10'$ с. ш. и $62^{\circ}43'$ в. д.) в южной Туркмении. В этом месте река протекает между возвышенностью Карабиль на востоке и южной оконечностью Каракумов на западе. Пологие склоны Карабиля покрыты низкотравной растительностью и используются как пастбища. Западная часть поймы реки занята многочисленными хлопковыми полями. Вдоль берегов реки шириной 50—150 м с разрывами тянутся вторичные тугаи. Они представлены отдельными деревьями туранги (*Populus diversifolia*) и густыми зарослями тамариска нескольких видов (*Tamarix* sp.). Хлопковые поля вплотную примыкают к тугаям. Вследствие этого последние испытывают все виды химических обработок, которые проводятся на хлопчатнике. Весной, когда хлопок еще не взошел, тугаи представляют собой узкие полосы зеленой растительности вдоль реки, окаймленные голыми полями. Осенью к тугаям примыкают зеленые хлопковые поля и тростники, выросшие в понижениях среди полей и в оросительных канавах. Такие изменения вегетации растений приводят к тому, что весной в узкой полосе зеленых тугаев концентрируется максимальное число птиц. Осенью же довольно большое количество птиц находит себе укрытие от жары и корм в зарослях хлопчатника и тростника, поэтому плотность птиц в тугаях снижается.

В апреле температура воздуха варьировала от 10°C утром до 30°C днем. В начале мая были сильные дожди. В августе дневные температуры достигали 40°C . В сентябре утром температура снижается до $1\text{—}2^{\circ}\text{C}$, днем поднимается до 30°C . Осенью в периоды нашей работы дождей не было.

Визуальные наблюдения подтвердили значительную концентрацию насекомых, которые и являлись основным кормом для местных и пролетных птиц.

Птиц ловили паутиными сетями, которые располагались весной и осенью в одних и тех же местах среди кустов тамариска. В 1988 г. выставлялось до 80 м сетей, в 1989 — 50 м. Высота сетей была 2.5 м. Месторасположение сетей и их высота естественно ограничивали видовой состав отловленных птиц кустарниковыми низколетающими видами. Сети осматривали, и пойманных птиц кольцевали и обследовали каждые 15 мин, чтобы избежать их перегрева и гибели от жары и инсоляции. Подробности методов прижизненного обследования птиц опубликованы ранее (Виноградова и др., 1976; Дольник, Яблонкевич 1985).

В 1988 г. обследование и измерение птиц производили М. Л. Яблонкевич, Н. В. Виноградова, А. П. Шаповал, М. Е. Шумаков; в 1989 г. — Н. В. Виноградова и М. Е. Шумаков. В данной работе мы специально анализируем влияние индивидуальных особенностей исследователей на количественные и качественные показатели, измеренные в разные годы.

Результаты исследований представлены в виде таблиц; в одних таблицах сведены данные прижизненного обследования всех отловленных особей, в других представлены данные для сравнения состояния птиц в разные миграционные сезоны одного года и в один и тот же сезон, но в разные годы. Более подробно материалы прижизненного обследования многочисленных видов рассматриваются в повидовых очерках. Для тех видов, у которых не было обнаружено половых и возрастных различий исследуемых показателей, приведены суммарные данные. Объединялись также данные и для малочисленных птиц. Последовательность перечисления птиц в таблицах приводится по «Каталогу птиц СССР» (Иванов, 1976). При обработке данных применяли стандартные статистические методы (Лакин, 1973; Поллард, 1982). Значимым считали уровень достоверности 95% ($p < 0.05$). В таблицах достоверный уровень обозначали «S», недостоверный «NS» ($p > 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В табл. 1—4 приведены результаты прижизненного обследования всех птиц, окольцованных на Мургабе весной и осенью 1988 и 1989 гг. Большинство видов птиц ловилось в незначительном количестве. Среди 23 видов воробьиных птиц, пойманных весной 1988 г., только 10 видов были представлены более чем 10 особями. Среди них к только пролетным, т. е. не гнездящимся в данном районе, можно отнести 4 вида: *C. svecica*, *Ph. collybita*, *Ph. trochiloides*, *M. parva* (полные названия см. в таблицах), а к пролетным и гнездящимся в этом районе Туркмении — 5 видов: *A. agricola*, *A. dumetorum*, *H. caligata*, *S. curruca*, *C. erythrurus* (Рустамов, 1954). Масса тела и длина крыла у разных видов птиц широко варьировали в пределах одного сезона и даже в пределах недели. Это позволяет предположить, что через долину Мургаба пролетают во время миграции разные популяции, а, возможно, и подвиды птиц, не определяемые по единичной особи: *S. curruca*, *Ph. collybita*. Жирность птиц также широко варьировала, как в пределах миграционных сезонов, так и в разные сезоны. Общей закономерностью можно считать, что жирность птиц осенью в целом

выше, чем весной. Так, весной 1988 и 1989 гг. птиц с баллами жирности «нет» и «мало» было поймано 74% и 83% соответственно, а осенью таких птиц было поймано только 56% и 59%. Особенно показательно это соотношение для птиц с баллом жирности «много». Если весной 1988 и 1989 гг. таких птиц было 6.1% и 5.8%, то осенью 16.5% и 17.8% соответственно, т. е. почти в 3 раза больше.

В табл. 5—8 приведены результаты сопоставления массы тела и длины крыла многочисленных видов в разные миграционные сезоны и в разные годы. Результаты свидетельствуют о существовании различий этих показателей как между миграционными сезонами, так и в разные годы, однако масса тела и длина крыла птиц, отловленных в одном и том же месте весной и осенью одного и того же года, у разных видов отличаются по-разному (табл. 5 и 6). В 1988 г. достоверные различия в массе тела и в длине крыла обнаружены лишь у *Ph. collybita* и *M. parva*, только по массе — у *A. agricola*, только по длине крыла — у *C. erythrurus*. В 1989 г. такие различия обнаружены только по массе тела у *A. dumetorum* и по длине крыла у *Ph. collybita*. Различия сходного типа наблюдались у разных видов птиц при сопоставлении в один и тот же сезон, но в разные годы (табл. 7—8).

В табл. 9 и 10 для многочисленных видов приведены данные об изменениях массы тела от утра к вечеру в разные годы и в разные сезоны, это увеличение составляет у разных видов от 5% до 12%. Степень увеличения массы тела в течение дня в один и тот же сезон в разные годы варьирует. В среднем увеличение массы тела в течение дня у 2 видов, для которых есть сопоставимые данные, осенью было несколько ниже, чем весной. Возможно, здесь сказывается сезонное различие в обилии корма.

Порядок величины прироста массы тела в течение дня хорошо согласуется с ее потерями в течение ночи (табл. 11). Это позволяет птицам поддерживать нулевой энергетический баланс или даже иметь его положительным. Следовательно, при длительной остановке появляется возможность накапливать энергетические запасы для продолжения миграции. Эти данные получены на основе сравнения массы тела всех птиц, при этом расчет был по массе тела птиц, пойманных в вечерние и утренние часы. В полученных результатах содержится значительный разброс, связанный с тем, что в утреннюю и вечернюю выборку попадают птицы разных линейных размеров (длины крыла), разной жирности и разного поло-возрастного состава. Для устранения возможных источников вариации следует обследовать большое количество птиц, что в большинстве случаев труднодостижимо. Только при появлении такой возможности можно получить более реальные величины прироста массы тела.

Наиболее ценная информация о состоянии птиц в месте пролета может быть получена по результатам повторных отловов. Из табл. 12 следует, что повторно ловилось небольшое количе-

ство птиц. Их доля варьировала у разных видов от 2 до 11% ($5.6 \pm 1.0\%$) от числа окольцованных. Большинство птиц ловилось снова в тот же день — от 22% до 86% всех повторно пойманных птиц. Эти данные указывают, что пункт нашего исследования на р. Мургаб не является местом длительной остановки для большинства видов пролетных птиц. Следует отметить, что доля птиц, оставшихся на второй день в месте кольцевания, весной достоверно ниже, чем осенью ($31.0 \pm 3.7\%$ и $60.3 \pm 0.8\%$ соответственно). Можно предположить, что весной или выше скорость миграции, или кормовые условия в тугаях таковы, что достаточное увеличение энергетических резервов может проходить без длительных остановок. В табл. 13—16 приведены все данные обследования птиц при повторных отловах, а также абсолютные изменения массы тела между повторным и первым отловами.

Анализ таблиц показывает, что под влиянием отлова в первый день масса тела у многих видов уменьшается. Для поддержания нулевого энергетического баланса скорость прироста массы тела у разных видов должна быть 0.06—0.12 г/ч. Часть видов, особенно только пролетных, действительно, через сутки показывает подобное или большее снижение массы тела, связанное с временем задержки. Другие же виды и особи демонстрируют прирост массы тела в первые же часы и сутки после первого отлова. Особенно это характерно для видов, которые гнездятся в районе нашей работы или в прилежащих местах: *H. caligata*, *S. mystacea*, *L. megarhynchos*.

Анализ доступных нам данных о зависимости между временем от первого до второго отлова и исходной массой тела выявил четкую тенденцию: птицы с более низкой массой тела останавливаются на более длительный срок, чем птицы с более высокой. Эта закономерность прослеживается и весной, и осенью (табл. 17). У *H. caligata*, гнездящихся в районе исследования, эта закономерность не проявлялась (см. табл. 17). Некоторые данные указывают также на то, что у нежирных особей *A. dumetorum* и *Ph. collybita* прирост массы тела происходит быстрее, чем у жирных птиц.

Более подробные сведения о результатах обследования птиц при повторных отловах излагаются в нижеследующих повидовых очерках по 3 видам мигрантов, которые в наибольшем числе были отловлены в долине Мургаба.

Acrocephalus dumetorum

В тугаях поймы р. Мургаб наблюдался интенсивный пролет этого вида. Весной эти птицы составляли от всех отловленных 24% в 1988 г. и 29% в 1989 г. Осенью этих птиц ловилось немного, видимо, из-за позднего начала нашей работы. Так, осенью 1988 г. были пойманы всего 4 особи этого вида, последняя 14 октября. Из 25 птиц, пойманных осенью 1989 г., 18 особей, т. е. 72%, было поймано до 3 сентября, последняя — 8 октября. Весной 1988 г.

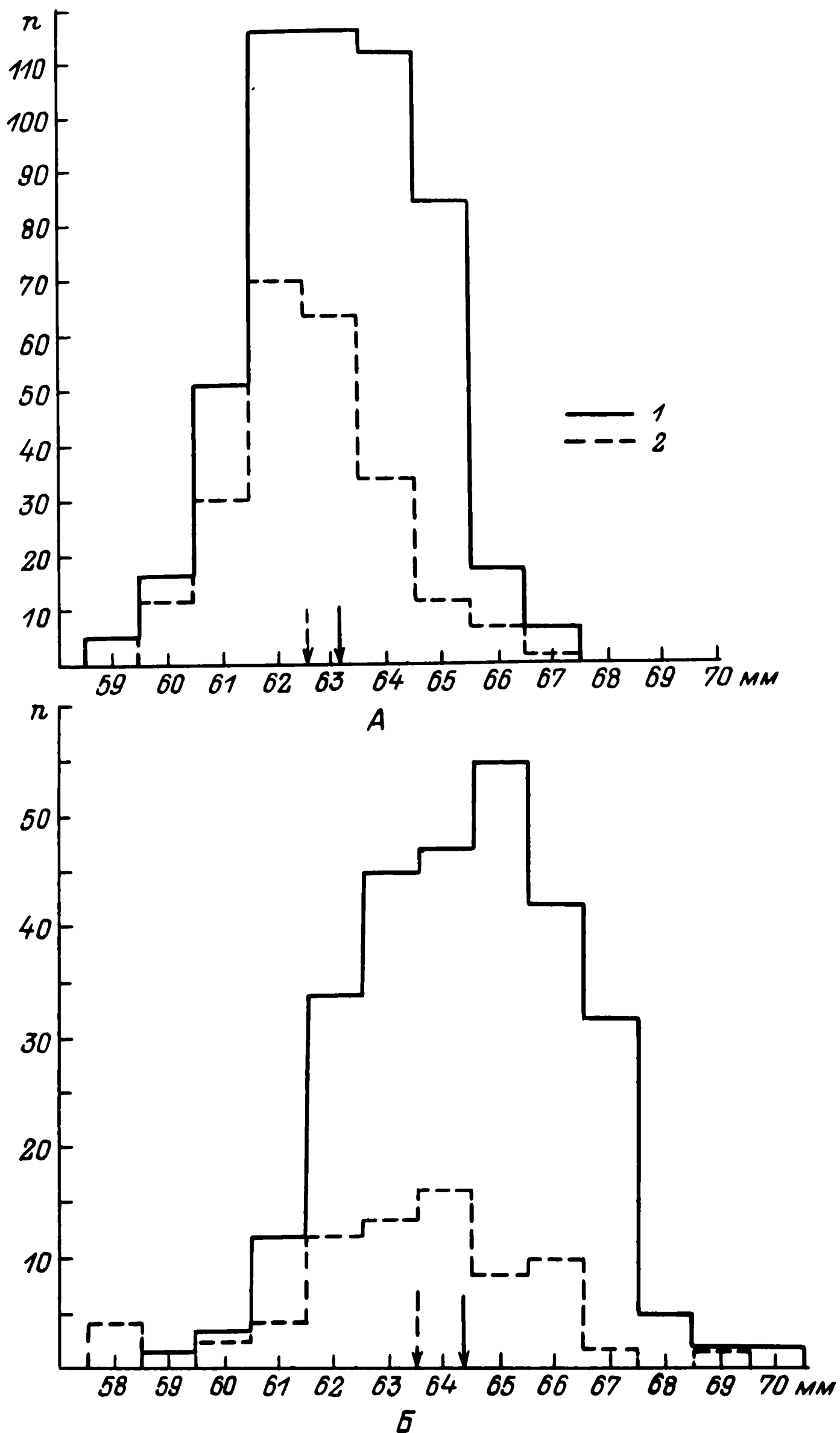


Рис. 1. Гистограммы распределений длины крыла *A. dumetorum* (А) и *S. curruca* (Б) во время весенней миграции 1988 и 1989 г.:

1 — 1989 г., 2 — 1988 г. По абсциссе — длина крыла, мм; по ординате — число пойманных птиц.
Стрелки — средние значения

Distribution of wing length of *A. dumetorum* (A) and *S. curruca* (B) during spring migration 1988 and 1989:

1 — 1989, 2 — 1988. Abscisse — wing length, mm; ordinate — number of netted birds

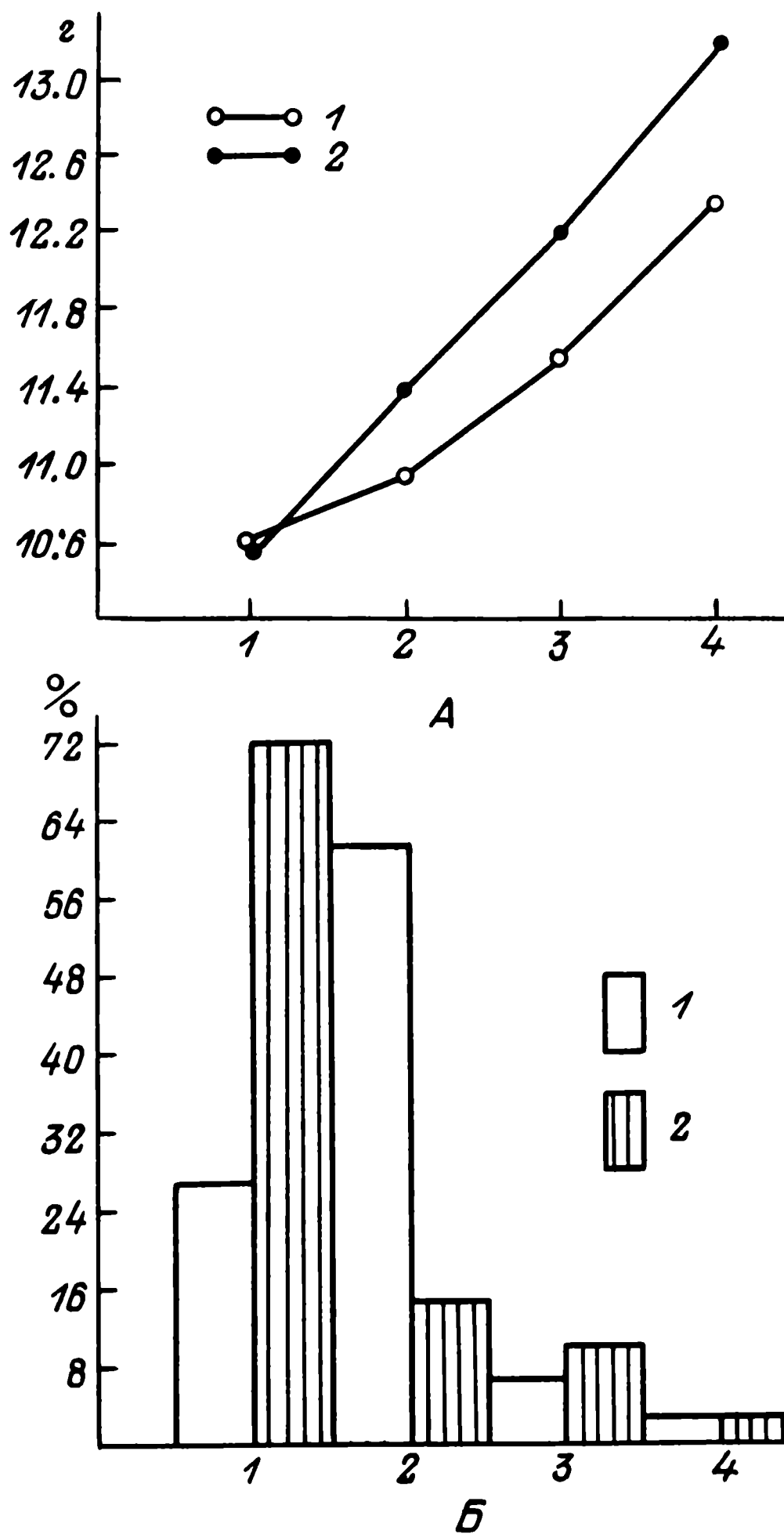


Рис. 2. Зависимость между массой тела и жирностью (А) и соотношение баллов жирности (Б) у *A. dumetorum*, пойманных в 1988 и 1989 г.:

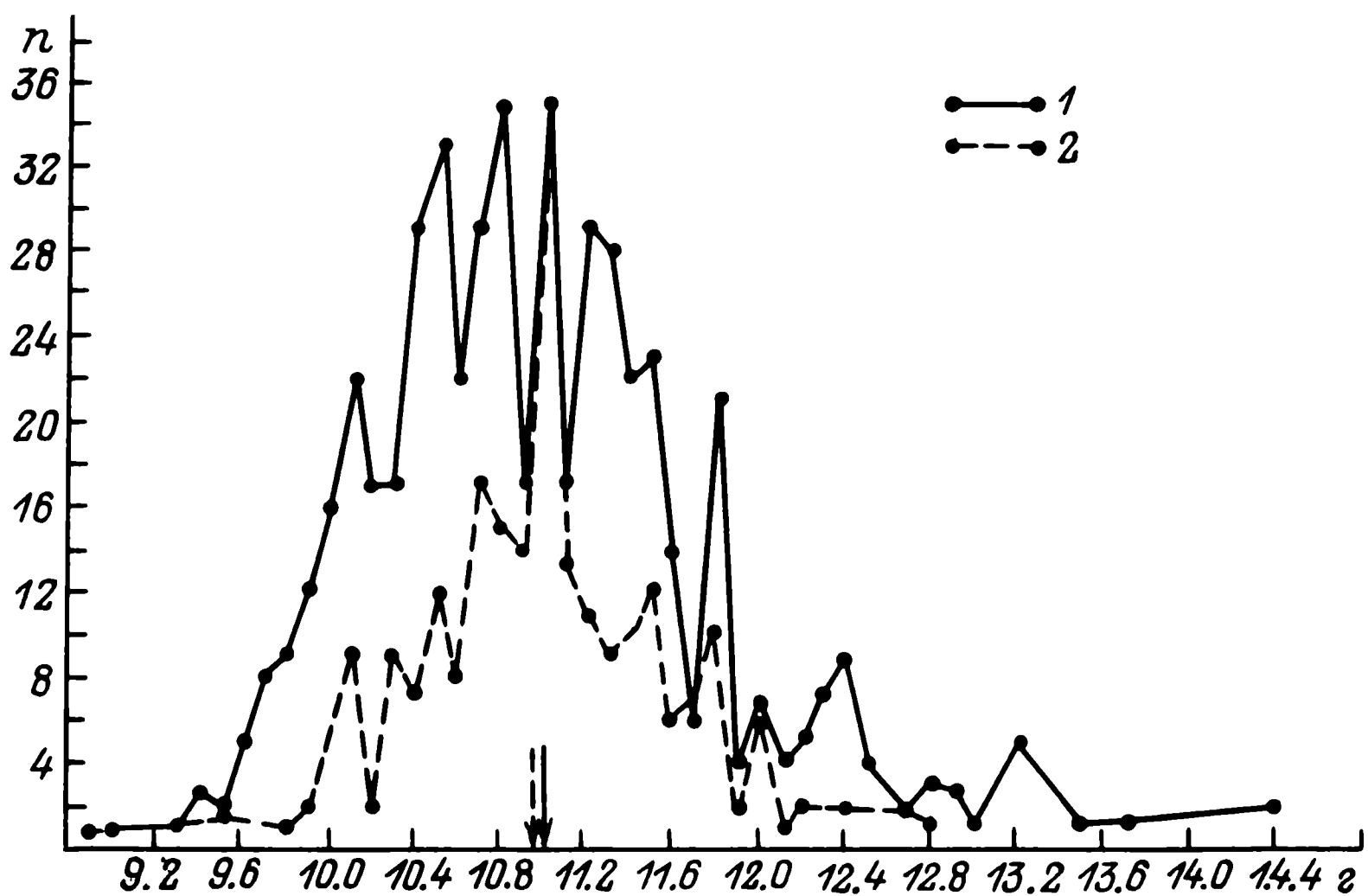
1 — 1988 г.; 2 — 1989 г. По абсциссе — жирность, баллы; по ординате: А — масса тела птиц, Б — доля птиц каждого балла жирности, %

The relation between body weight and fatness (А) and percent of distribution in fat classes in *A. dumetorum* netted in 1988 and 1989 (Б):

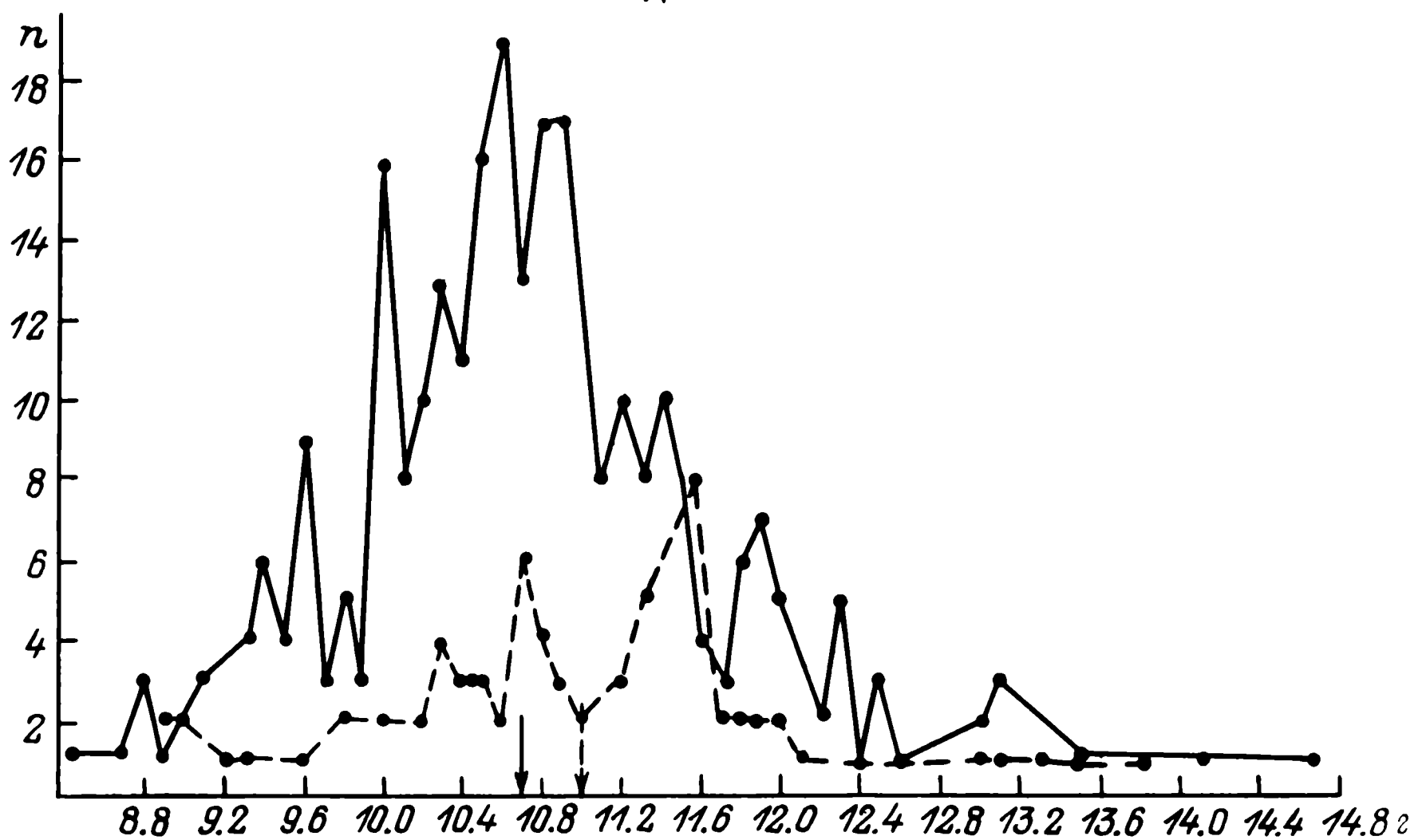
1 — 1988, 2 — 1989. Abscisse — classes of fat; ordinate: А — body weight, g; Б — percent of every fat classes

отлов длился всего 8 дней, а весной 1989 г. — 38 дней. В последнем случае с 8 по 30 мая было поймано 80% птиц.

Распределение птиц по величинам длины крыла (рис. 1, А) в оба года было сходным, хотя средние значения статистически различались.



A



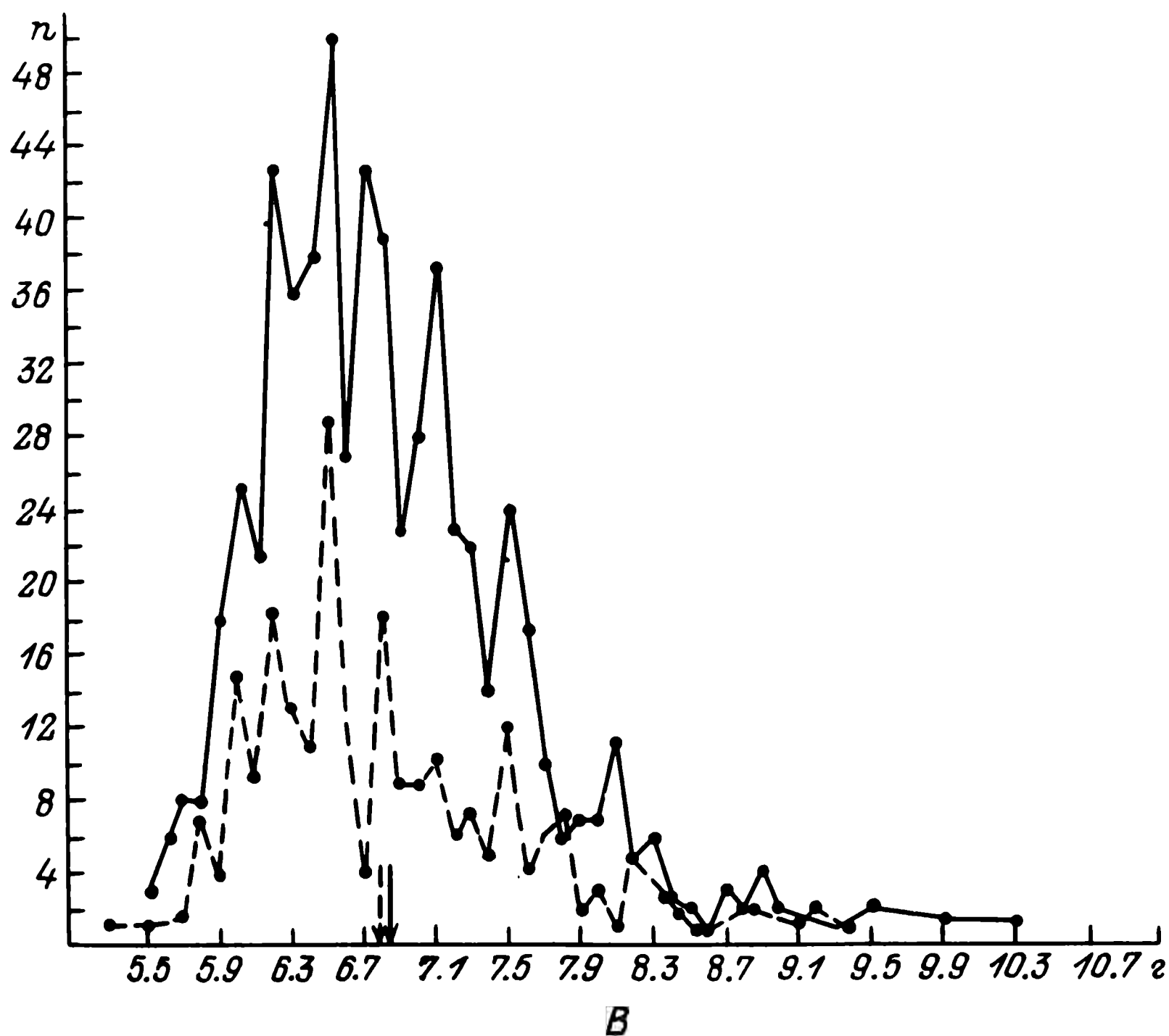
Б

Рис. 3. Распределение величин массы тела *A. dumetorum* (А), *S. curruca* (Б) и *Ph. collybita* (В), пойманных весной 1988 и 1989 г

1 — 1989 2 1988 По абсциссе масса тела, г, ординате «число пойманных»

Distribution of body weight *A. dumetorum* (A), *S. curruca* (Б) and *Ph. collybita* (B) netted in spring 1988 and 1989

1 1989, 2 1988 Abscisse body weight, g, ordinate — «n» of netted birds



Зависимость между массой тела (x , г) и длиной крыла (y , мм) нежирных птиц, пойманных с 7 до 10 ч утра в 1988 г., была недостоверной ($y = 65.23 - 0.26x$, $r = 0.09$, $n = 47$, $p > 0.05$). В уравнение для 1989 г. были взяты нежирные птицы, пойманные только на рассвете в 7 ч утра, когда масса тела меньше варьирует из-за начала кормежки. Зависимость оказалась достоверной ($y = 53.20 + 0.96x$, $r = 0.335$, $n = 71$, $p < 0.05$). Средняя масса тела в оба года была сходной, не различались и их распределения (рис. 3, А).

У птиц с одинаковой длиной крыла эти распределения также были сходными. Жирность птиц в оба года достоверно различалась, также, как и распределение жирности по баллам (рис. 2, Б; табл. 20). Как видно из табл. 18 и рис. 2, А, между баллами жирности и массой тела зависимость была строгой. Различие заключалось в том, что в 1989 г. каждый балл жирности после балла «нет» имел более высокие весовые значения. Исходя из того, что между массой тела и жирностью есть прямая зависимость, а средние массы тела достоверно не отличались, мы предполагаем, что указанные различия обязаны особенностями определения баллов жирности разными исследователями. При этом характерно, что балл «нет», который определяется наиболее объективно, не имел весовых различий.

Масса тела птиц этого вида в течение дня увеличивалась. В среднем прирост массы тела в 1988 г. был в 2 раза выше, чем в 1989 г., и составлял 10% и 5% от утренней массы тела. Мы попытались увеличить точность этого показателя, ограничив размах других. Из табл. 19 видно, что в течение дня у нежирных птиц с любой длиной крыла масса тела увеличивается на величину порядка 10% от исходной массы тела. Этот прирост обеспечивает повышение содержания жира в теле, хотя визуально жирность почти не увеличивается или прирастает на 1 балл от «нет» до «мало». Средняя масса тела птиц, пойманных вечером, близка к средней весовой оценке балла «мало» (табл. 18).

В оба года динамика отлова в течение дня была сходной (рис. 4, А). Утром (до 13 ч) было поймано от всех отловленных 83% в 1988 г. и 80% в 1989 г. Так как в 1989 г. было поймано много птиц, мы смогли оценить изменение двигательной активности в течение суток нежирных и жирных птиц (рис. 5, А). В течение дня нежирные птицы ловятся в основном утром, и их доля в отловах резко снижается к вечеру. Динамика поимок жирных птиц до полудня сходна с таковой у нежирных, а в вечерние часы жирные птицы ловятся в относительно большем числе. По всем усредненным данным, а также по данным для фиксированной длины крыла, и по данным с фиксированным временем, длиной крыла и жирностью обнаруживается, что нежирные птицы в среднем увеличивают в течение дня массу тела на 10%. Эти 10% соответствуют приросту жирности примерно на 1 балл. Как видно из рис. 6, могут иметь место межгодовые различия в увеличении массы тела в течение дня. Осенью увеличение массы тела в течение дня может быть значительно выше, чем весной (рис. 6, Б), хотя данных здесь недостаточно.

В 1988 г. было повторно поймано 9%, а в 1989 — 2% птиц (табл. 12, 13—16). В первом случае из 21 птицы только 2 особи были пойманы более чем через 2 дня, а во втором случае — 9 птиц. В 1988 г. 90% птиц были отловлены повторно в тот же день. Все они при второй поимке имели массу тела более низкую, чем при первой. В среднем уменьшение массы тела составляло $0.145 \pm$

± 0.034 г/ч. Увеличение составило лишь 0.45 г/сут у одной особи и 0.1 г/сут у другой. Одна из птиц, пойманная впервые в 21 ч, к утру снизила массу тела на 0.8 г, что дало величину ночных потерь 0.067 г/ч. В 1989 г. птицы, пойманные повторно в пределах суток, снижали массу тела со скоростью 0.04 ± 0.02 г/ч. Максимальный прирост составил 0.35 г/сут, средний — 0.20 г/сут.

Мы сопоставили данные о приросте массы тела нежирных (10.5 ± 0.12 г) и жирных (11.4 ± 0.17 г) птиц, пойманных более чем через 2 суток. Скорость прироста массы тела нежирных птиц (0.216 ± 0.050 г/сут) была в 6 раз выше, чем таковая у более жирных птиц (0.036 ± 0.020 г/сут).

Расчеты по данным 1989 г. показывают, что ночные потери массы тела, составляющие 7% от утренней массы (табл. 41), полностью компенсируются дневной кормежкой и дают положительный энергетический баланс 0.32 г/сут. Эти результаты совпадают с максимальным приростом массы тела за сутки, полученным на основе повторных отловов.

Sylvia curruca

Весной и осенью 1988 г. было поймано примерно одинаковое число птиц этого вида (71 и 107 соответственно). В 1989 г. весной было поймано в 2.5 раза больше птиц (279), чем осенью (105). Это связано с тем, что весной 1989 г. отлов был более длительным (табл. 1—4).

При учете длительности отловов и количества выставленных сетей оказалось, что плотность отловов (количество пойманных птиц в день на 100 м сетей) весной в 2 раза выше, чем осенью. Хотя птицы попадались в сети в течение всего срока отловов, и весной, и осенью в некоторые дни отлов был более массовым. Так, в 1989 г. 22% птиц было поймано с 24 по 29 апреля, а 50% — с 8 по 17 мая. Осенью 39% птиц пойманы с 30 августа по 4 сентября, а 36% — с 4 по 9 октября. Значительное число пойманных птиц этого вида позволяет провести некоторые сопоставления результатов прижизненного обследования как между сезонами в пределах одного года (табл. 5, 6), так и в разные годы (табл. 7, 8).

Различий в средней массе тела и длине крыла весной и осенью одного и того же года не было обнаружено, и имели место лишь межгодовые различия. Так, средняя масса тела и весной, и осенью, была выше в 1988 г., тогда как длина крыла, наоборот, оказалась достоверно выше в 1989 г., что хорошо иллюстрируют гistogramмы распределения этих величин (см. рис. 15). Заметим все же, что птицы с более коротким крылом (в среднем) имели более высокую массу тела. В 1989 г. достоверно большее количество птиц, чем в 1988 г., не имело жира в подкожных жировых депо (рис. 7, Б). Как видно из рис. 7, А, 9 и табл. 18, зависимость между массой тела и визуально определенными баллами жира высоко достоверна. Отсюда следует, что если существуют достоверные годовые различия жирности птиц, то должны были обнаружиться

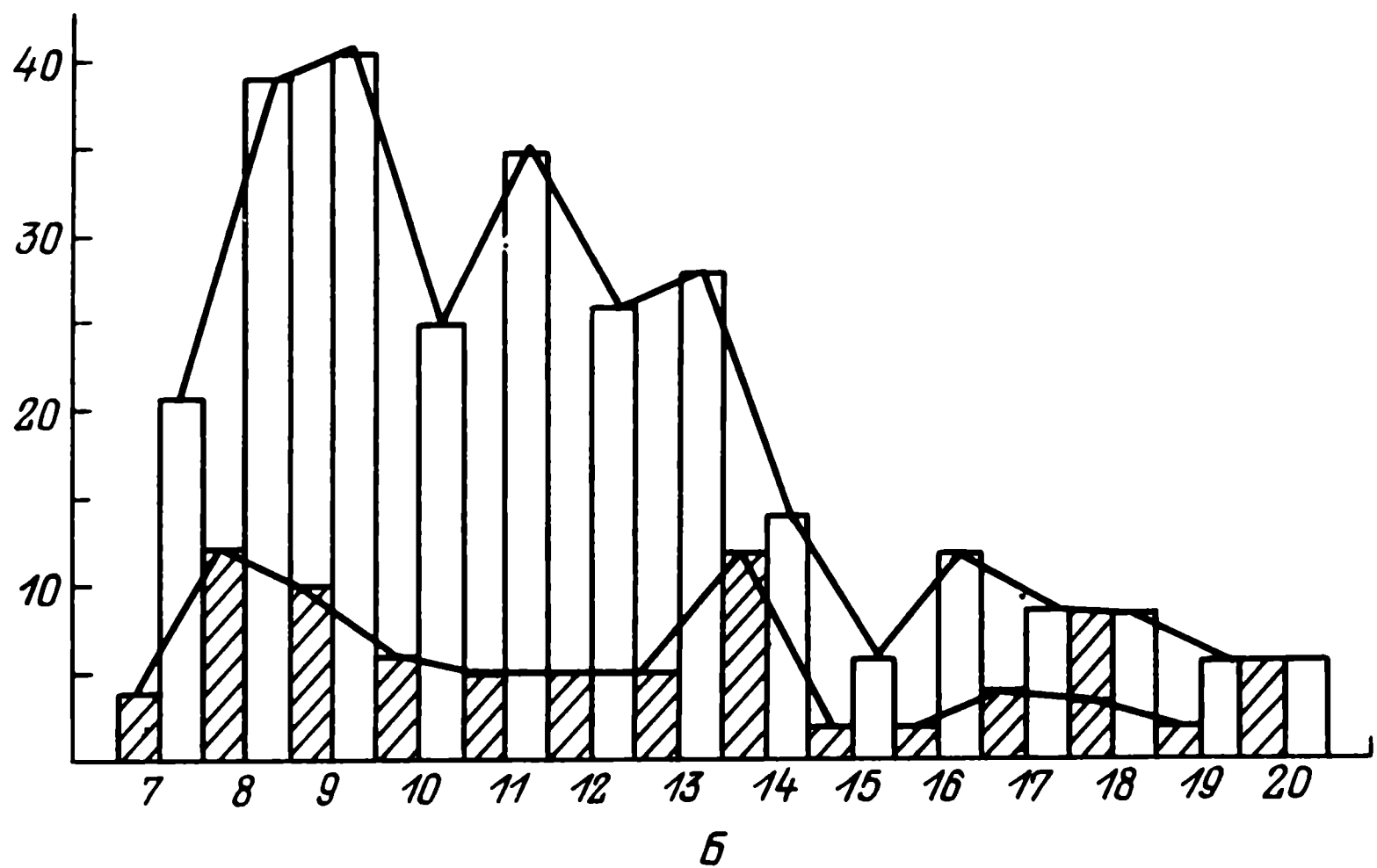
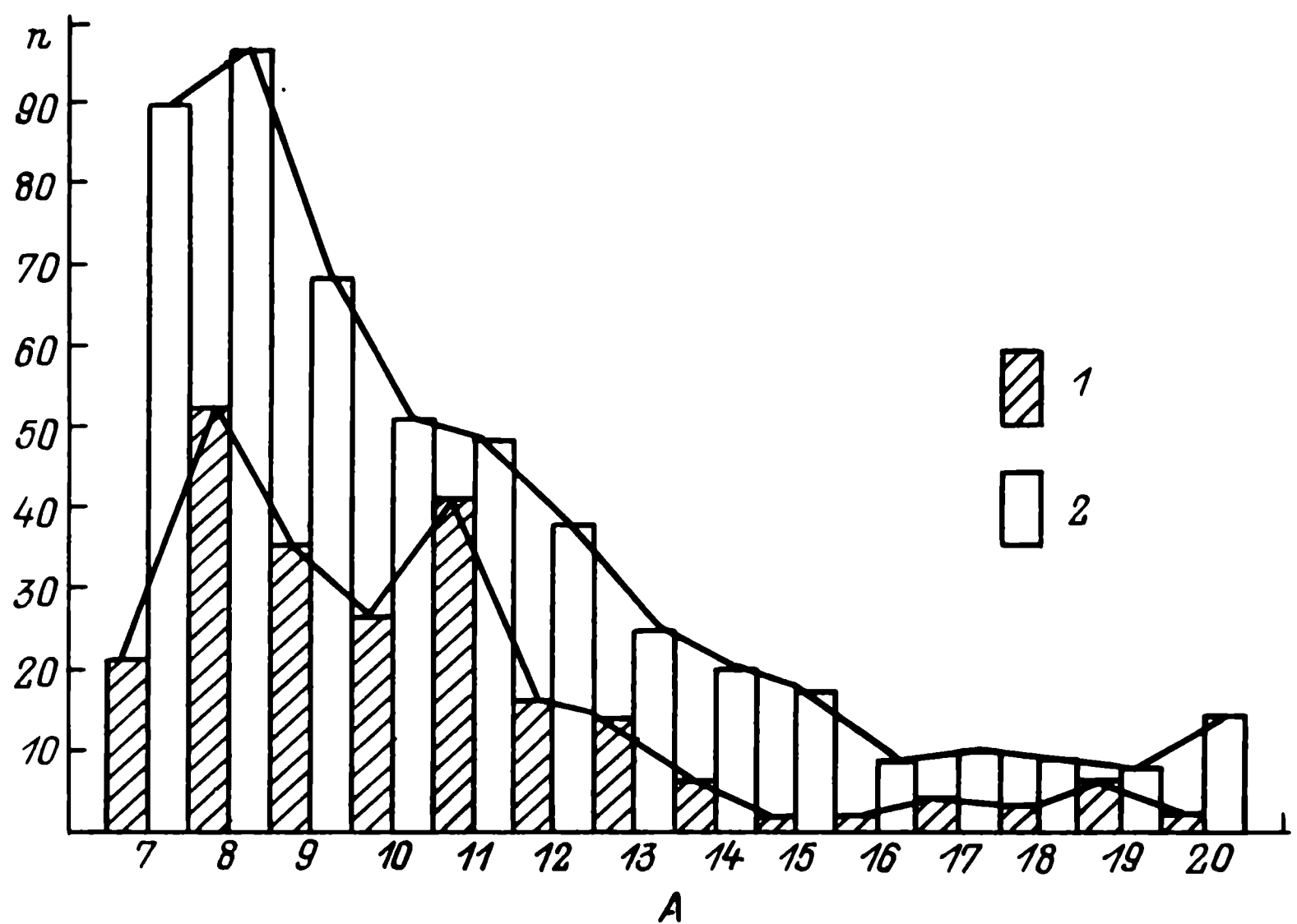
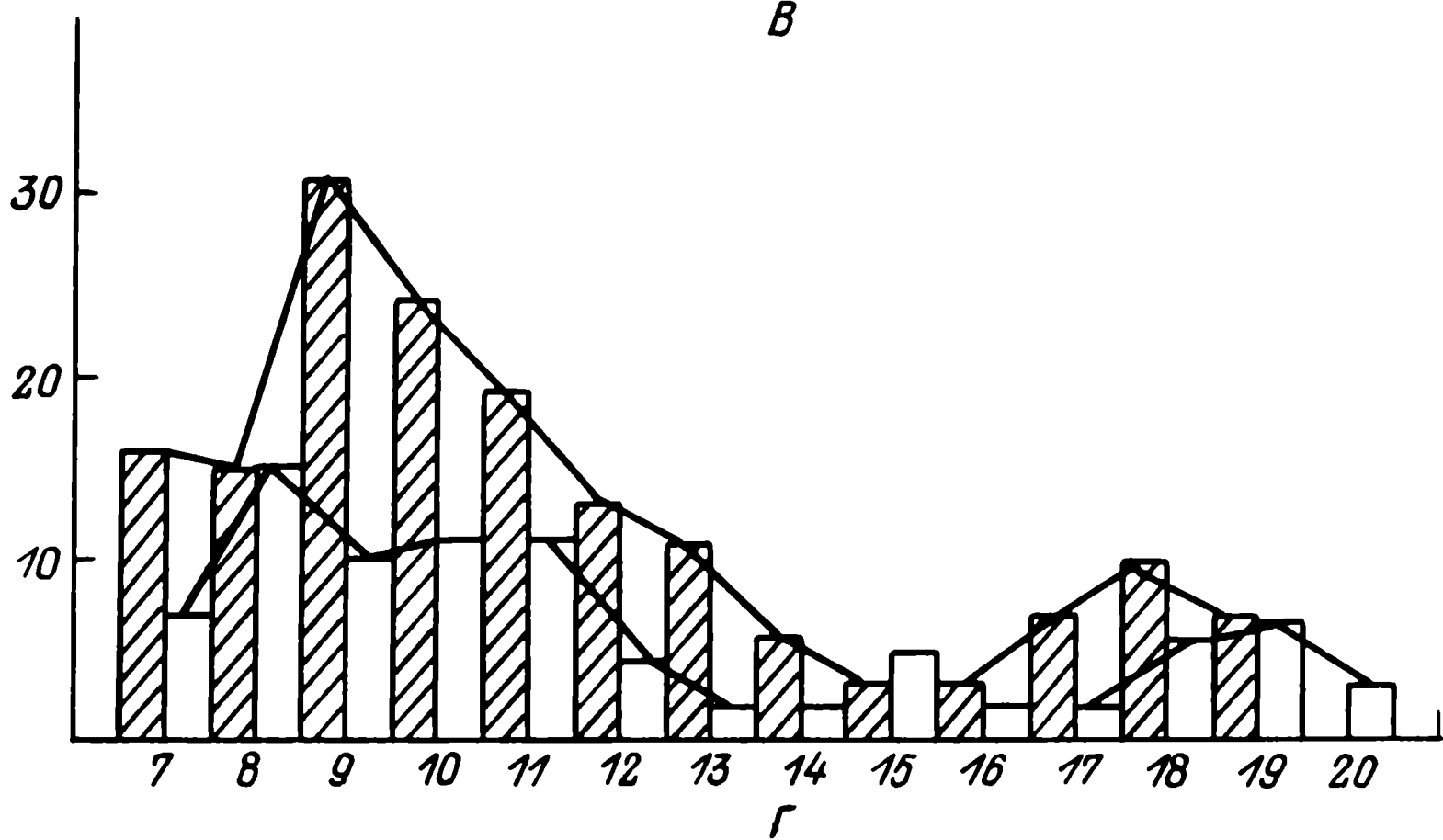
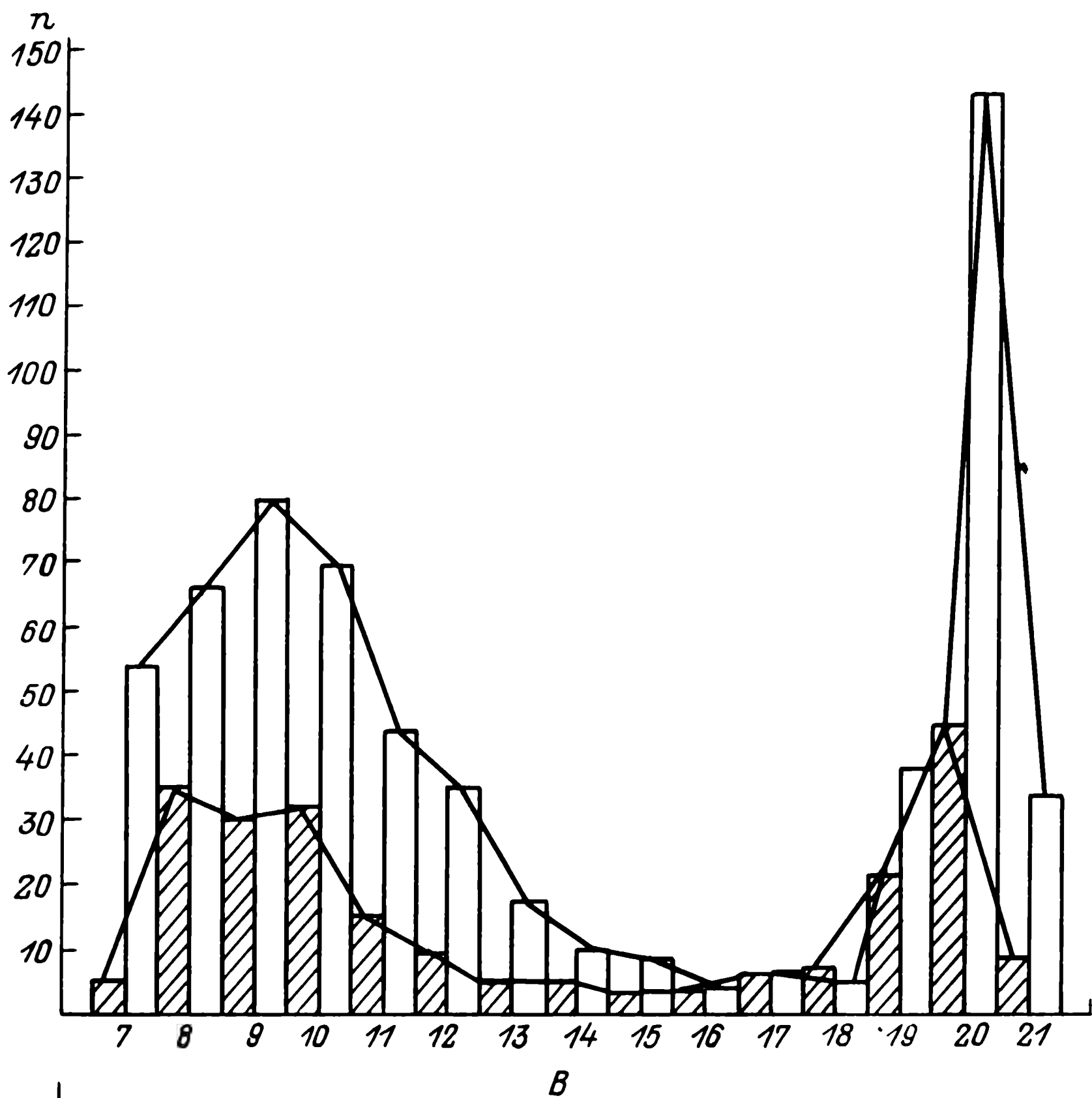


Рис. 4. Распределение отловов *A. dumetorum* (А), *S. curruca* (Б) и *Ph. collybita* (В) в течение светлой части суток весной 1988 и 1989 г и в те же годы осенью у *Ph. collybita* (Г):

1 — 1988, 2 — 1989 По абсциссе — время дня, ч, по ординате — число птиц, пойманных каждый час

Diurnal distribution of *A. dumetorum* (A), *S. curruca* (B) and *Ph. collybita* (B) netted in spring 1988 and 1989, and in autumn of *Ph. collybita* (Г)

1 — 1988, 2 — 1989 Abscisse — hours, ordinate — number of birds netted every hour



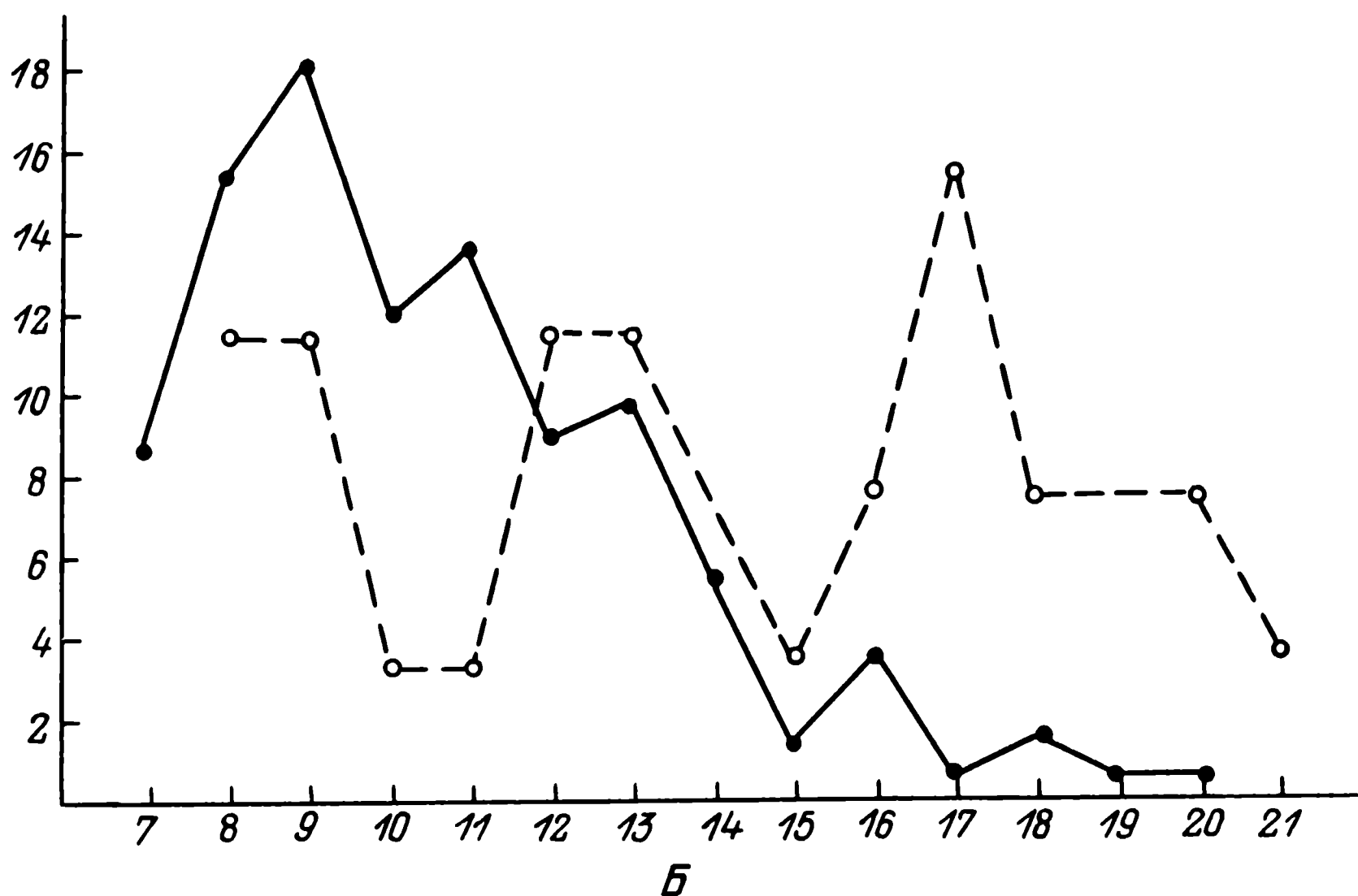
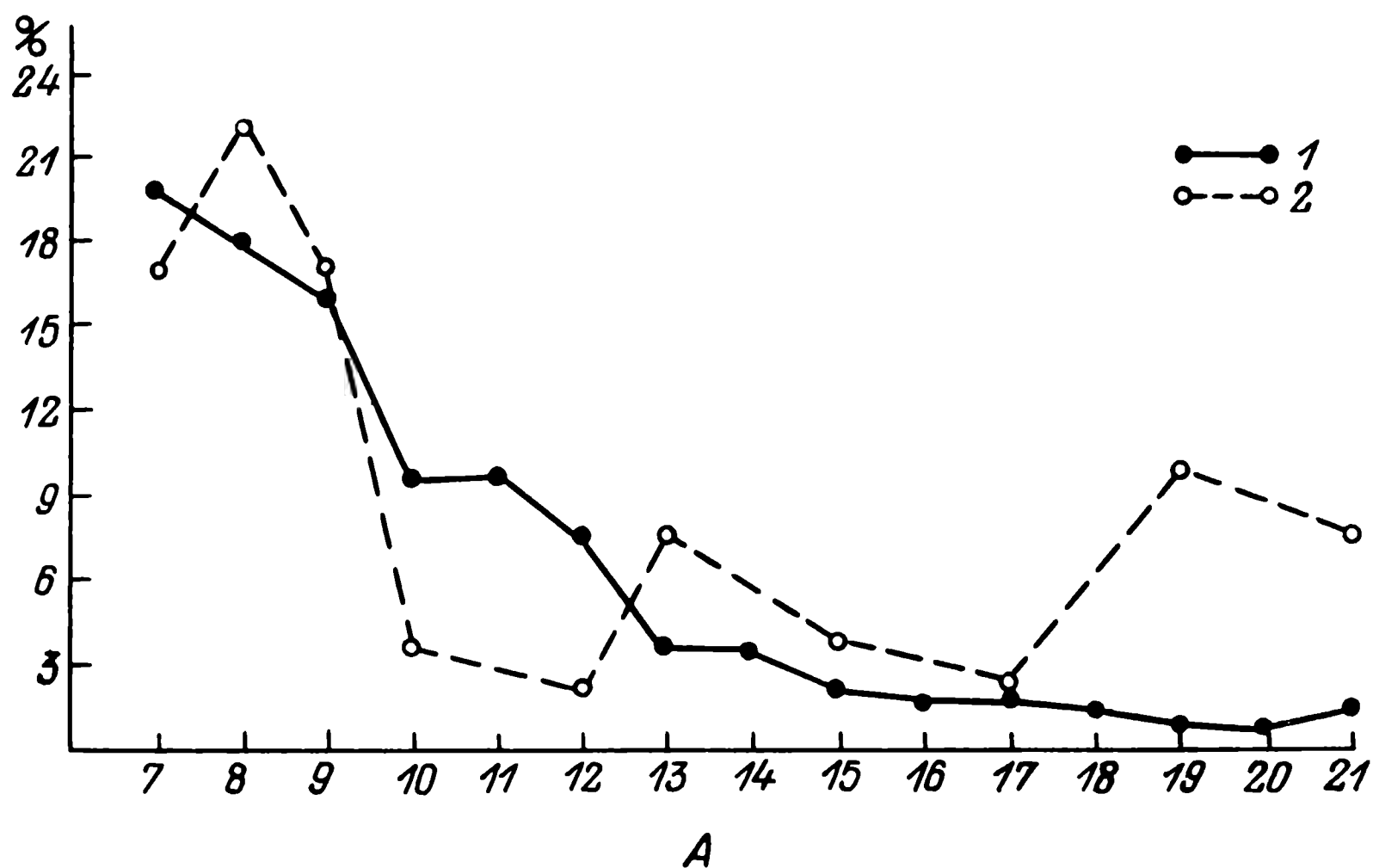
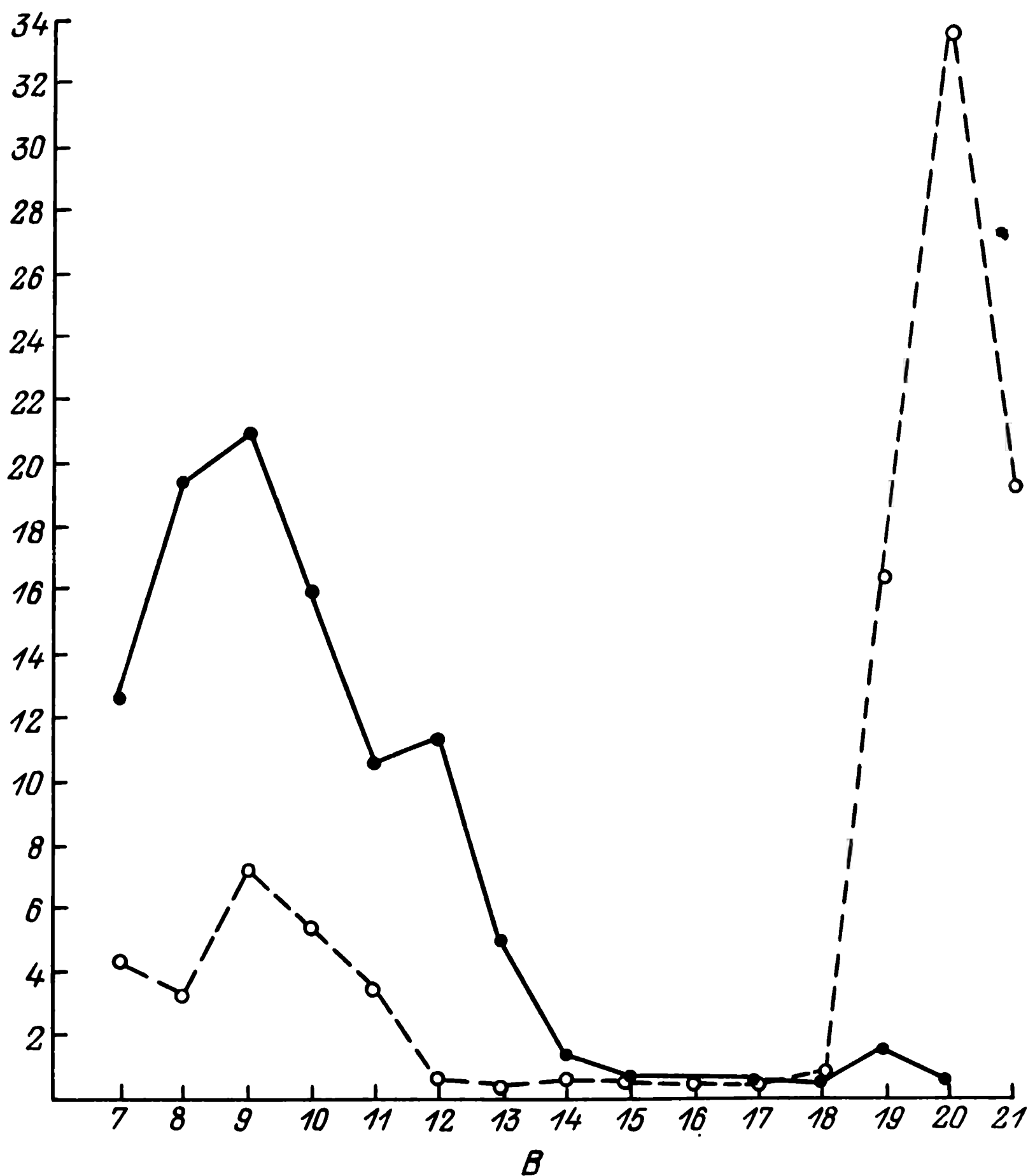


Рис. 5. Соотношение отловов нежирных (1) и жирных (2) птиц в течение дня весной 1989 г.:

A — *A. dumetorum*, Б — *S. curruca*, В — *Ph. collybita*. По абсциссе — время дня, ч; по ординате — доля птиц соответствующих баллов жирности, пойманных каждый час, %

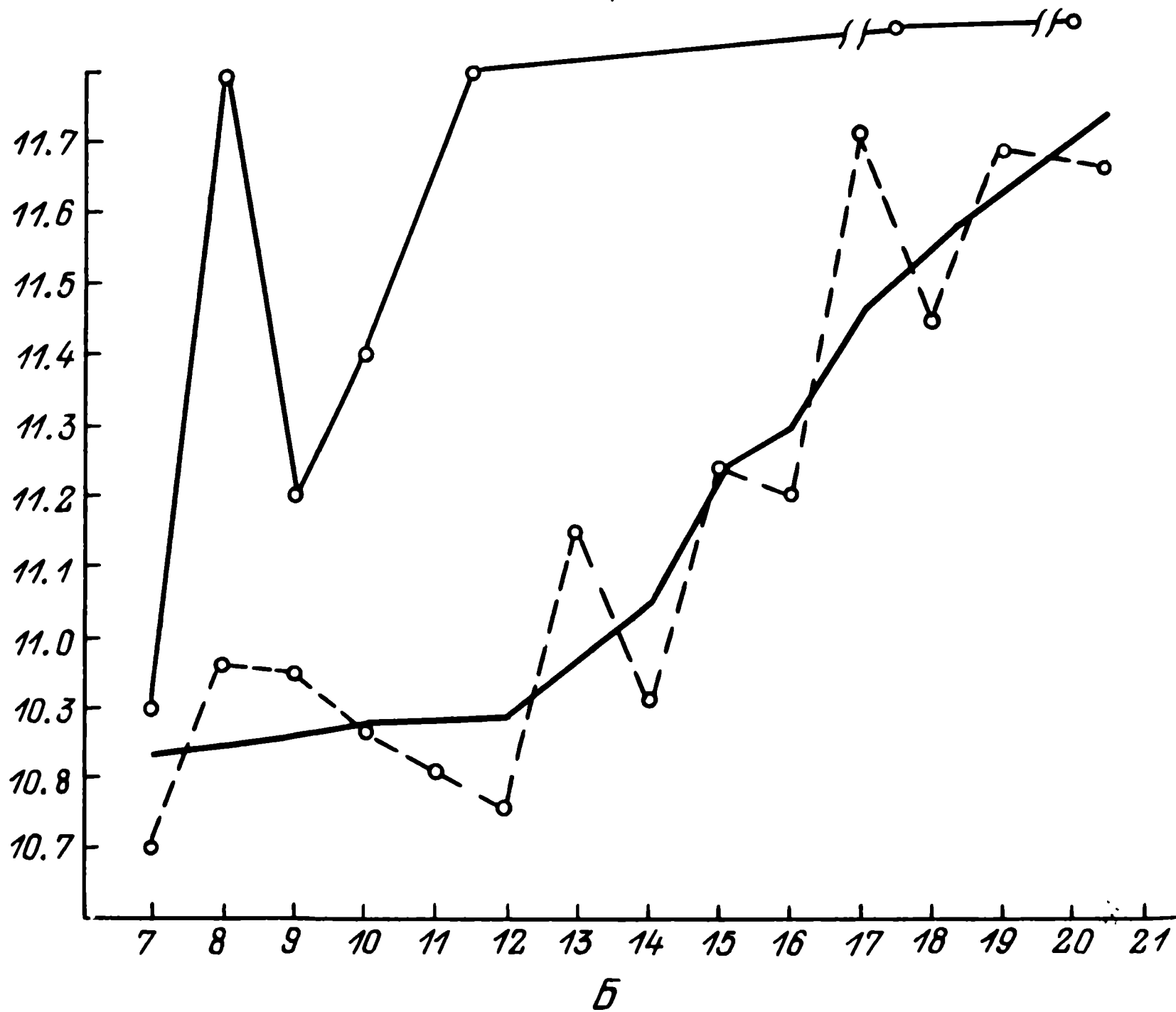
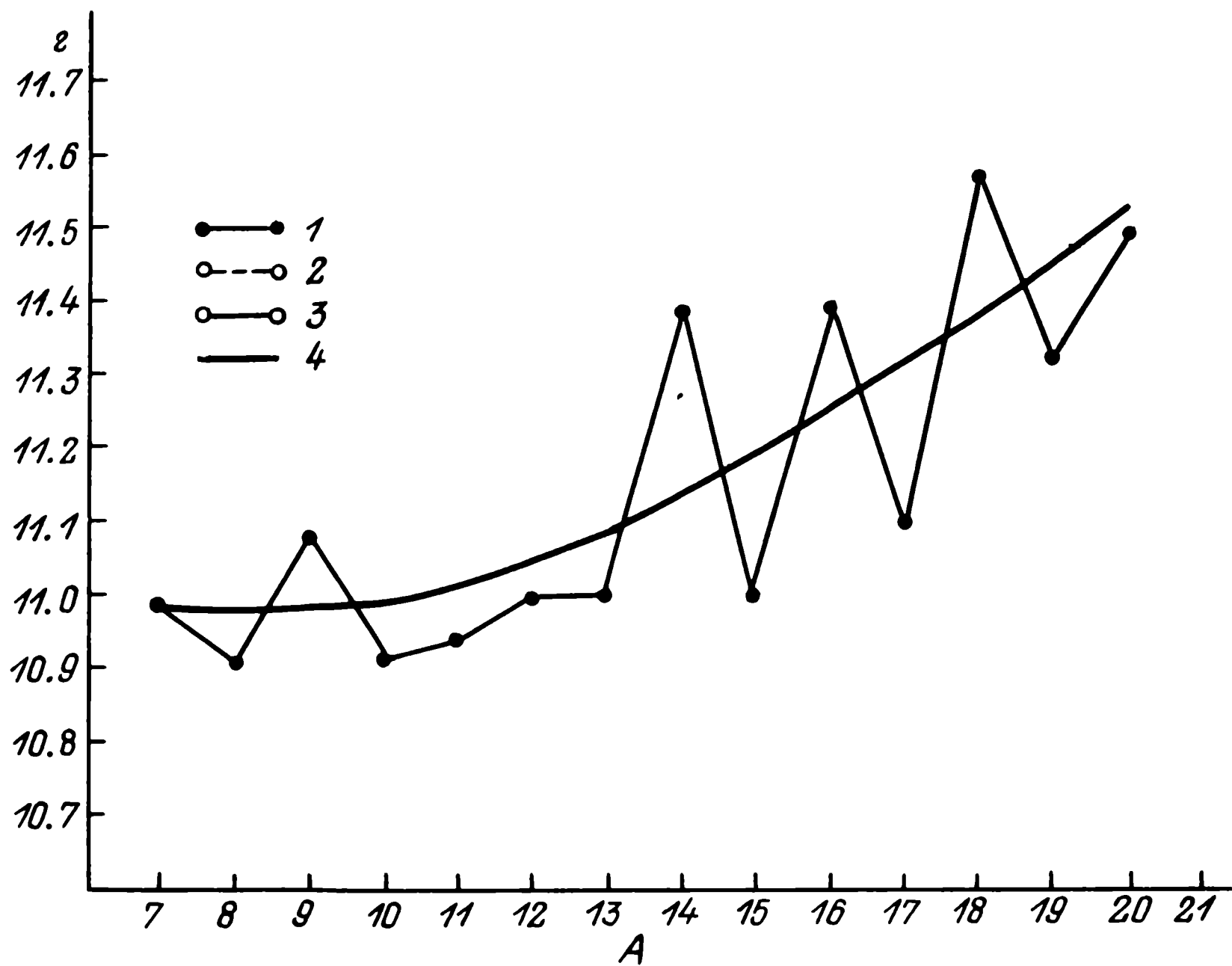
Diurnal distribution of lean (1) and fatty (2) birds netted in spring 1989:

A — *A. dumetorum*, Б — *S. curruca*, В — *Ph. collybita*. Abscisse — hours, ordinate — percent of birds of every class of fat, netted in every hour



сходные различия в средней массе тела. Отсутствие же таких различий заставляет предполагать, что определение жирности не было строго стандартным в разные годы.

Определение зависимости между массой тела и длиной крыла проведено на птицах, пойманных с 7 до 8 ч утра, предположительно до начала кормежки. В оба года зависимость была положительной и достоверной (рис. 8). Наклон линии регрессии в 1988 г. был круче, но большинство значений длины крыла у нежирных птиц в 1989 г. было выше (1988 г.: $y=1.67x+46.20$, $n=23$, $r=0.55$, $p<0.05$; 1989 г.: $y=0.64x+58.28$, $n=44$, $r=0.39$,



$p < 0.05$). Совокупность полученных результатов приводит к предположению, что в разные годы имелись направленные сдвиги в способе измерения длины крыла разными исследователями.

Масса тела в течение дня увеличивалась весной на 11.2% в 1988 г. и на 8.6% в 1989 г., а осенью на 10.7% в 1988 г. и на 8.4% в 1989 г. (табл. 9, 10; рис 10). Эти данные подтверждаются и для птиц, выравненных по длине крыла и жирности (табл. 19). В течение дня весной 1989 г. средний прирост массы тела составлял 0.99 г или 9.8% от утренней массы тела. Учитывая данные о ночных потерях (табл. 11), средний прирост массы тела в течение дня в 1988 г. обеспечивал положительный энергетический баланс в 0.3 г в сутки. В 1989 г. прирост массы тела в 0.9 г давал нулевой баланс. Таким образом, энергия, затраченная на дневные миграционные перемещения, поиск корма и терморегуляцию, не только компенсировалась, но и накапливалось достаточно энергии для переживания довольно холодной ночи или совершения более или менее длительного ночного миграционного броска.

Характер поимок птиц этого вида в течение дня (см. рис. 4, Б) показывает, что отлов довольно равномерен до середины дня, а в вечерние часы активность перемещений значительно снижается. При этом в утренних отловах преобладают нежирные птицы, а в дневных, и особенно в вечерних — жирные (см. рис., 5, Б). Вполне вероятно, что во время дневных перемещений, совмещенных с кормежкой, птицы накапливают жировые резервы, которые затем используются в процессе ночной миграции.

Повторно было поймано всего лишь 15 особей весной (3 в 1988 г. и 12 в 1989 г.) и 13 осенью (10 в 1988 г. и 3 в 1989 г.), (табл. 13—16). Скорость миграции весной видимо выше, чем осенью, так как в день первой поимки повторно поймано 100% и 50% птиц весной и 40% и 33% осенью (табл. 12). Весной 1988 г. все птицы были пойманы через 1—7 ч после первого отлова. Из 3 птиц 2 снизили массу тела со средней скоростью 0.13 г/ч, а одна увеличила на 0.1 г/ч. Весной 1989 г. промежуток времени между отловами у птиц, пойманных менее чем через сутки, составлял 17 ч. Все птицы, кроме одной, уменьшили массу тела. Скорость снижения установить нельзя, так как большинство птиц поймано впервые днем, а повторно на следующее утро (табл. 15). 3 птицы, пойманные почти через сутки, показали в одном случае нулевой, а в двух других — положительный энергетический баланс. Одна из птиц, пойманная повторно через 1.5 суток, увеличила массу тела на 1.2 г, что точно соответствует

Рис. 6. Изменение массы тела в течение дня у *A. dumetorum*, пойманных в 1988 и 1989 г.:

А — 1988 г. Б — 1989 г. 1 — весна 1988 г. 2 — весна 1989 г. 3 — осень 1989 г. 4 — выравненные значения. По абсциссе — время дня, ч; по ординате — масса тела, г

Diurnal changes of body weight in *A. dumetorum*, netted in 1988 and 1989:
А — 1988, Б — 1989. 1 — spring 1988, 2 — spring 1989, 3 — autumn 1989, 4 — even line. Abscisse — hours, ordinate — body weight, g

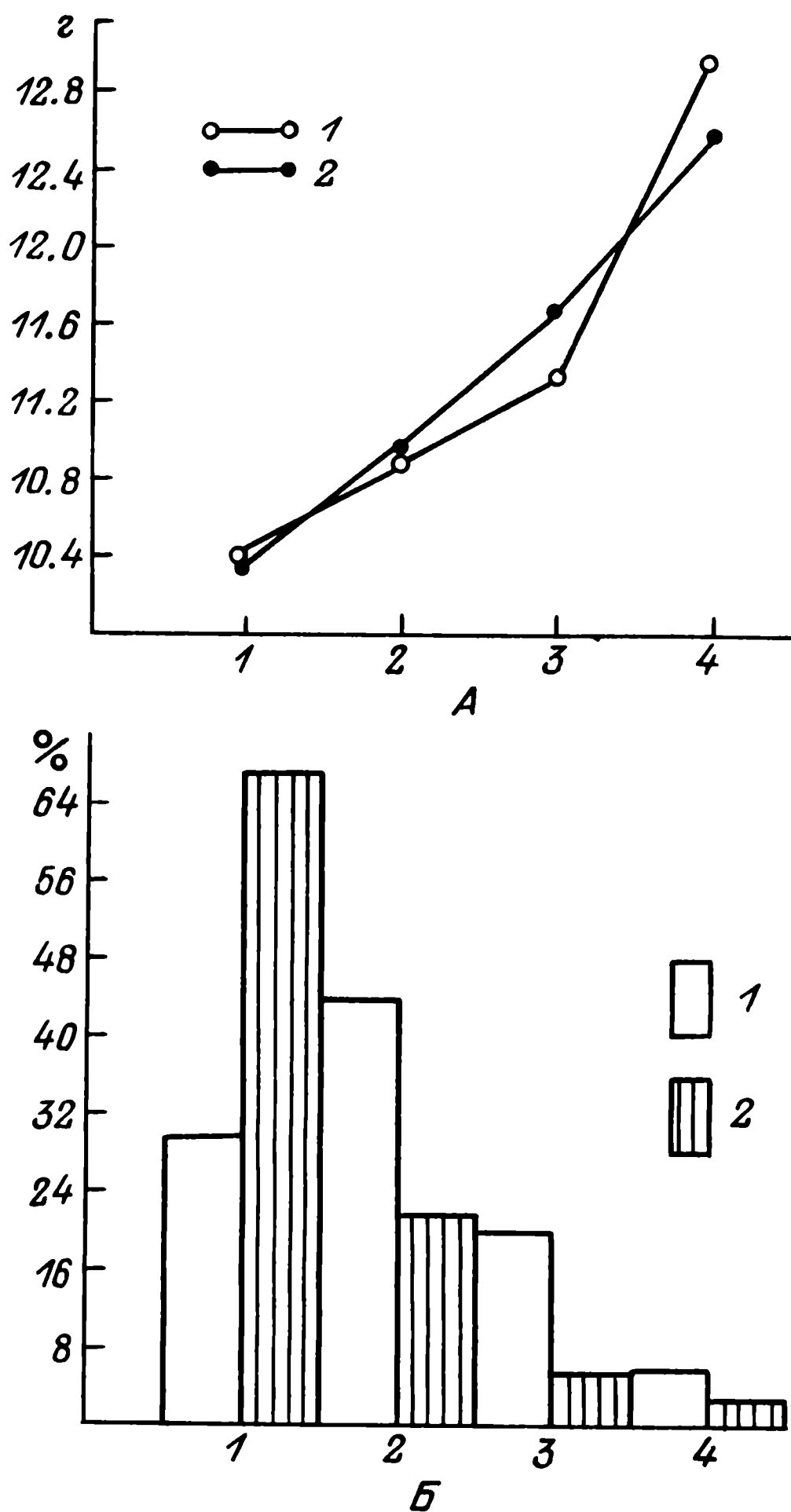


Рис. 7 Зависимость между массой тела и жирностью (А) и соотношение баллов жирности (Б) у *S. curruca*, пойманных в 1988 и 1989 г.

Обозначения как на рис. 2

The relation between body weight and fattness (A) and percent of fat classes *S. curruca* (Б) netted in 1988 and 1989

Symbols as in fig. 2

увеличению этого показателя, полученному на основе однократных поимок (см. рис. 10, табл. 9). При длительной задержке (12 суток) возможен прирост массы тела на 2.9 г (0.24 г/сут). Осенью 1988 г. (табл. 14) только 2 птицы были пойманы менее чем через сутки после первого отлова. Скорость снижения массы тела составляла 0.2 г/ч. У птиц, повторно пойманных через сутки, энергетический баланс был нулевым или положительным. При длительной

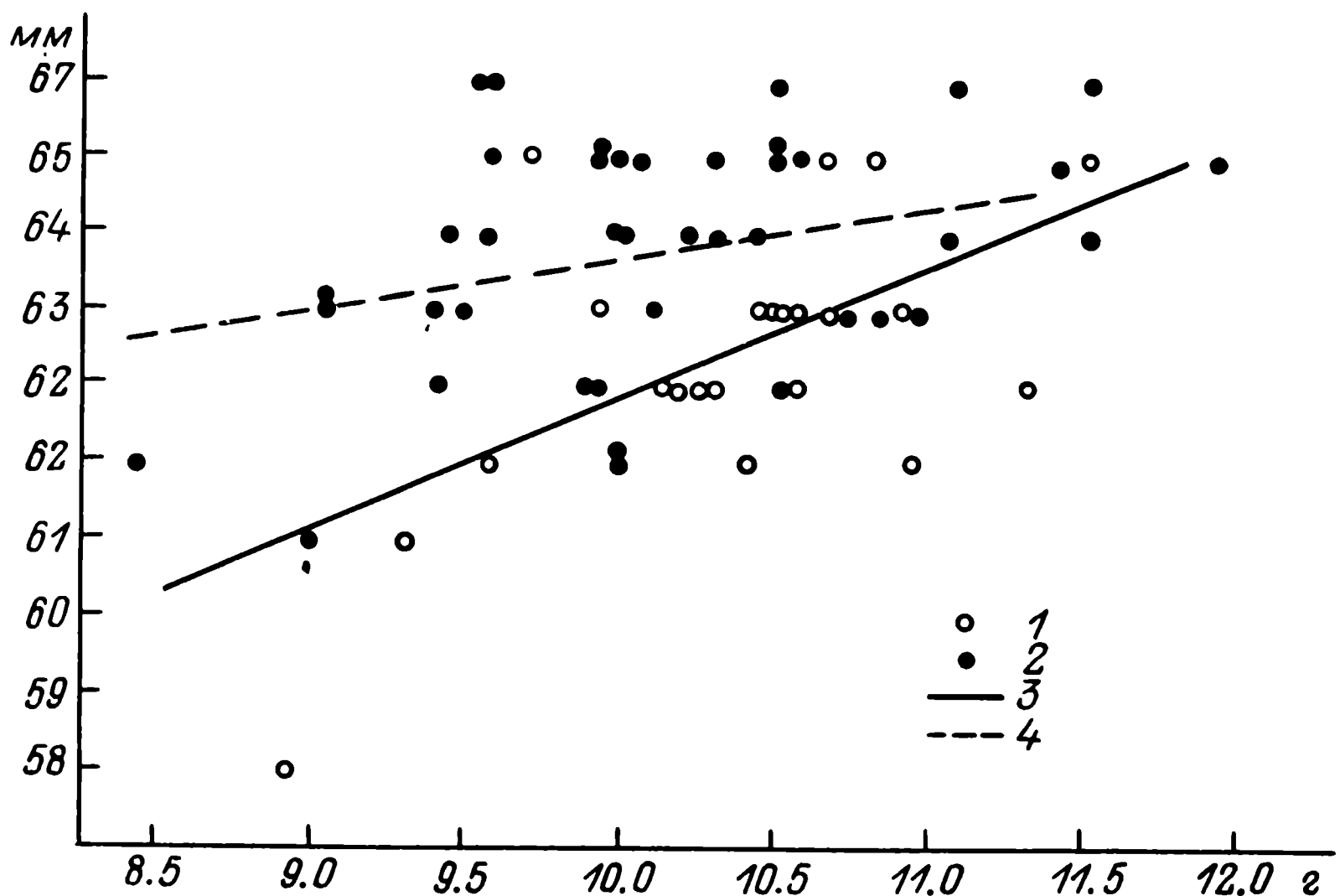


Рис. 8. Зависимость между массой тела и длиной крыла у *S. curruca* пойманных весной 1988 и 1989 г.:

1 — индивидуальные значения в 1988 г., 2 — значения в 1989 г. 3 — теоретическая линия регрессии для данных 1988 г., 4 — линия регрессии для 1989 г. По абсциссе — масса тела, г; по ординате — длина крыла, мм

The relation between body weight and wing length in *S. curruca*, netted in 1988 and 1989:

1 — individual data in 1988, 2 — data of 1989, 3 — theoretical line of regression for data of 1988, 4 — regression for 1989. Abscisse — body weight, g; ordinate — wing length, mm

остановке обнаружен значительный прирост энергетических резервов 0.42 г/сут (+2.7 г). В 1989 г. осенью наблюдались еще более высокие скорости увеличения массы тела при длительной остановке — 0.44 г/сут и 0.75 г/сут. Только у одной птицы, вначале пойманной поздно вечером, а затем на рассвете, удалось определить величину ночных потерь. Они составили 0.118 г/ч против 0.093 г/ч, вычисленных в эксперименте в 1988 г. (табл. 11). Полученные данные показывают, что несмотря на существование индивидуальных различий в скорости накопления энергетических резервов, у обсуждаемого вида в долине р. Мургаб имеются достаточные кормовые условия для поддержания нулевого энергетического баланса, а при длительной остановке — и для значительного увеличения массы тела и жирности (максимально 2.2 г за 3 суток).

Phylloscopus collybita

Птицы этого вида ловились в оба года с высокой интенсивностью и занимали первое место по числу обследованных особей (табл. 1—4). Плотность отловов в пересчете на 100 м сетей составляла в среднем 32 птицы в день весной и 6 птиц в день осенью.

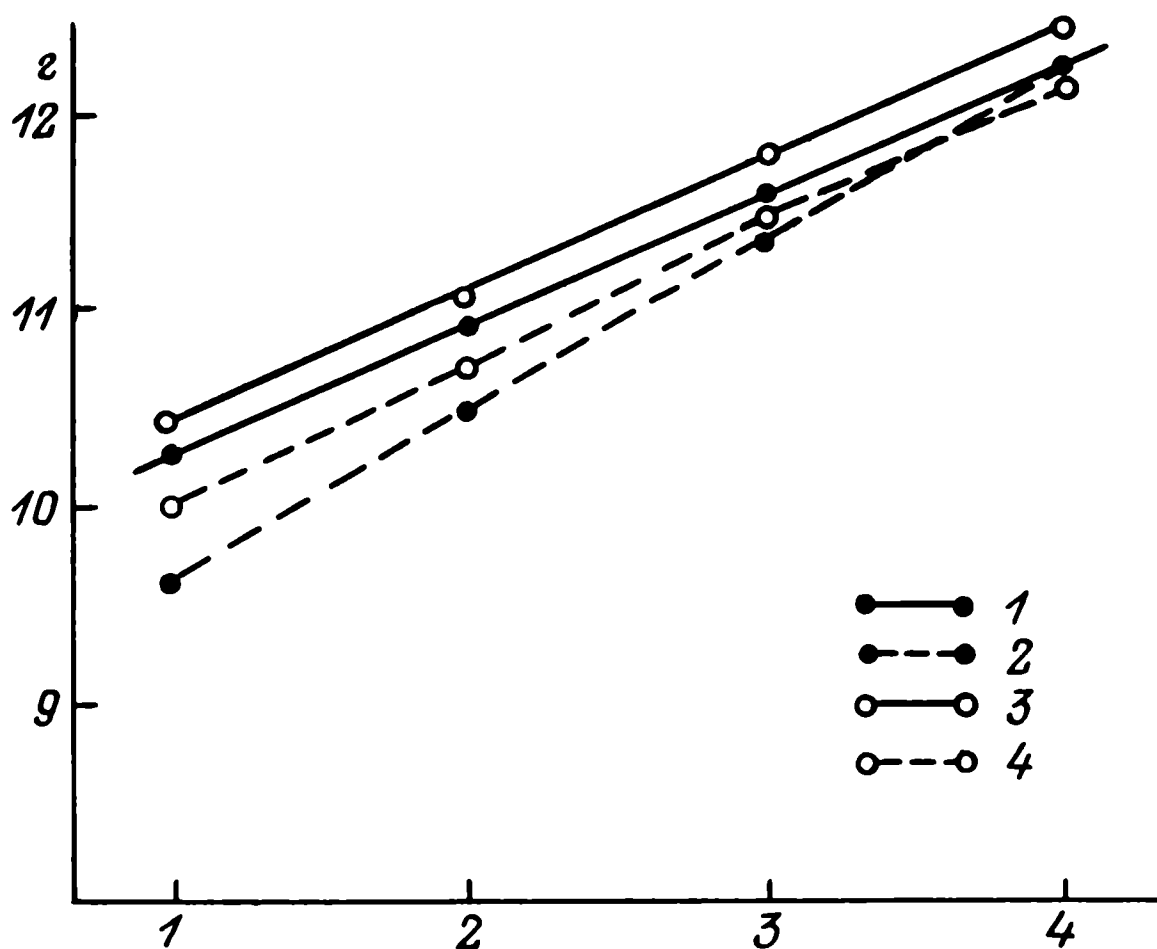


Рис. 9. Зависимость между баллами жирности и массой тела у *S. curruca* пойманных весной (1) и осенью (2) 1988 г. и весной (3) и осенью (4) 1989 г.: 1, 2, 3, 4 — теоретические линии регрессии. Обозначения как на рис. 2, А

The relation between fat classes and body weight of *S. curruca* netted in spring (1) and autumn (2) 1988, and in spring (3) and in autumn (4) 1989:
1, 2, 3, 4 — theoretical line of regression. Symbols as in fig. 2, A

У пролетных птиц обнаружены различия в длине крыла как в разные миграционные сезоны, так и в разные годы (рис. 11, табл. 5—8). Межсезонные различия объективно возникают по следующим причинам: весной и осенью летят разные поло-возрастные и подвиговые группы птиц этого вида; 2) осенью после линьки маховые менее обношены, чем весной, и потому длиннее (в 1988 г. средняя длина крыла осенью была на 2 мм, а в 1989 г. на 1.2 мм длиннее, чем весной). С другой стороны, в 1989 г. длина крыла весной была выше на 1.3 мм, а осенью на 0.5 мм, чем в 1988 г. (табл. 7, 8; рис. 11). Межгодовые различия длины крыла могут происходить из-за сдвига в сроках пролета разных поло-возрастных групп и из-за различий в измерительных навыках исследователей. Гистограммы (см. рис. 11) показывают, что, во-первых, период отловов приходился в оба года на время, когда преимущественно пролетали относительно более короткокрылые птицы и, во-вторых, дисперсия данных не позволяет уловить заметные поло-возрастные различия, отраженные в длине крыла (кроме осени 1988 г., когда доля птиц с длиной крыла 61—63 мм, предположительно самцов, была выше). Между массой тела и длиной крыла имеется четкая зависимость (рис. 12 и 13). Она проявляется у нежирных птиц, пойманных до начала утренней кормежки (7—8 ч) во все миграционные сезоны (с повышением жирности зависимость становится менее определенной). Следовательно, при достоверных межгодовых различиях в длине крыла следует

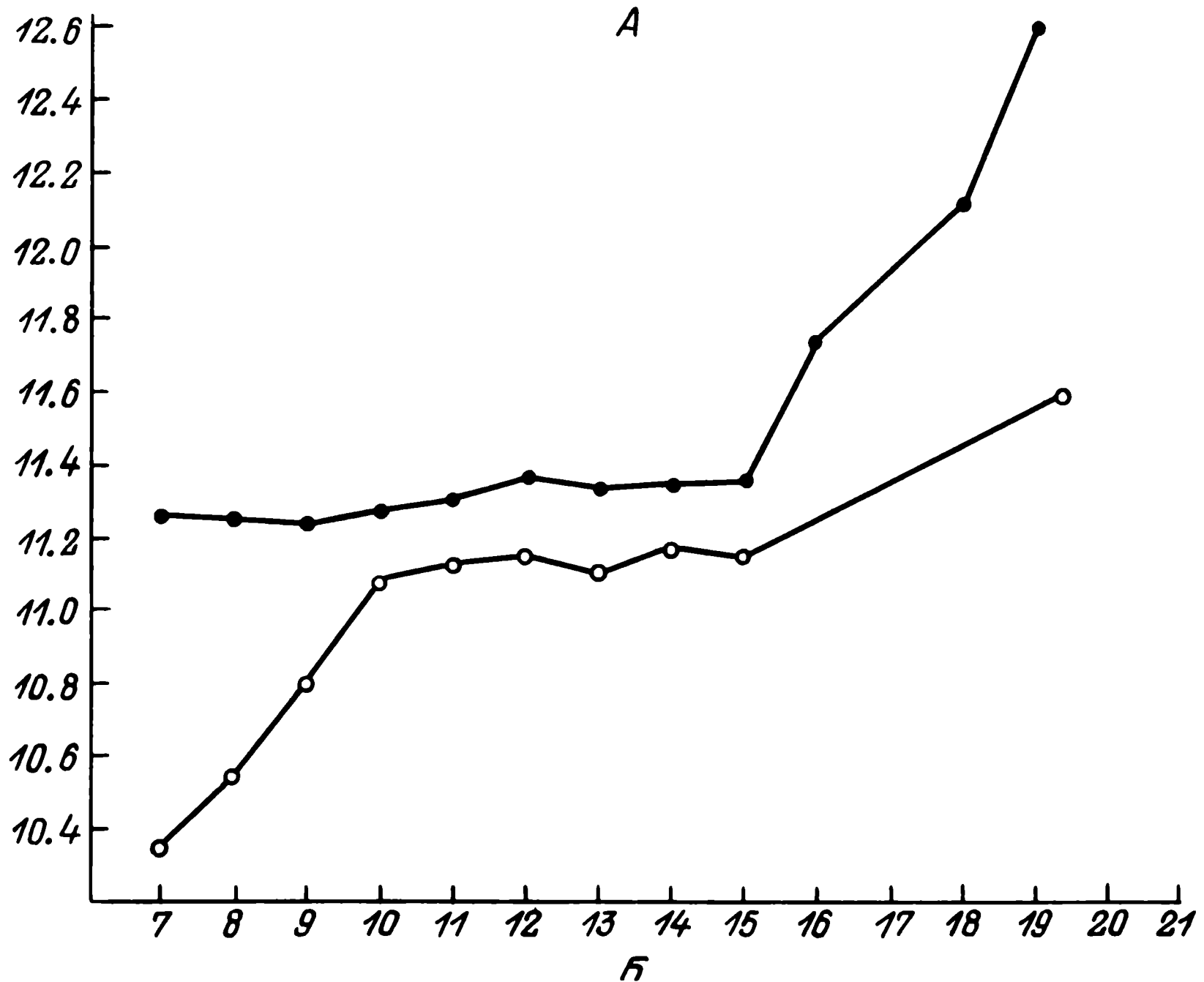
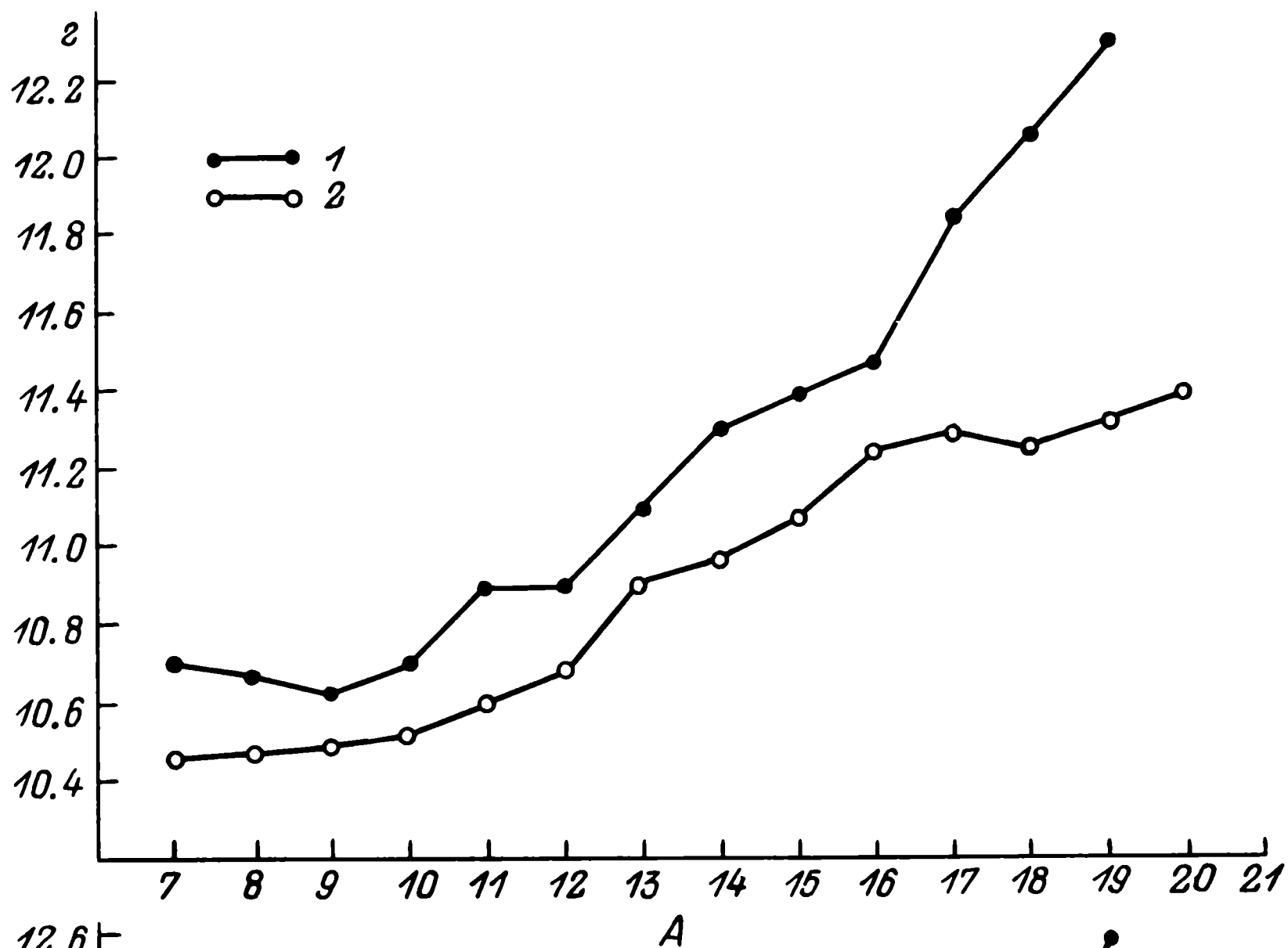


Рис. 10. Изменение массы тела в течение дня у *S. curruca*, пойманных весной и осенью 1988 и 1989 г.:

А — весна, Б — осень. 1 — 1988 г., 2 — 1989 г. Обозначения как на рис. 6

Diurnal changes of body weight in *S. curruca*, netted in spring and autumn 1988 and 1989:

A — spring, B — autumn. 1 — 1988, 2 — 1989. Symbols as in fig. 6

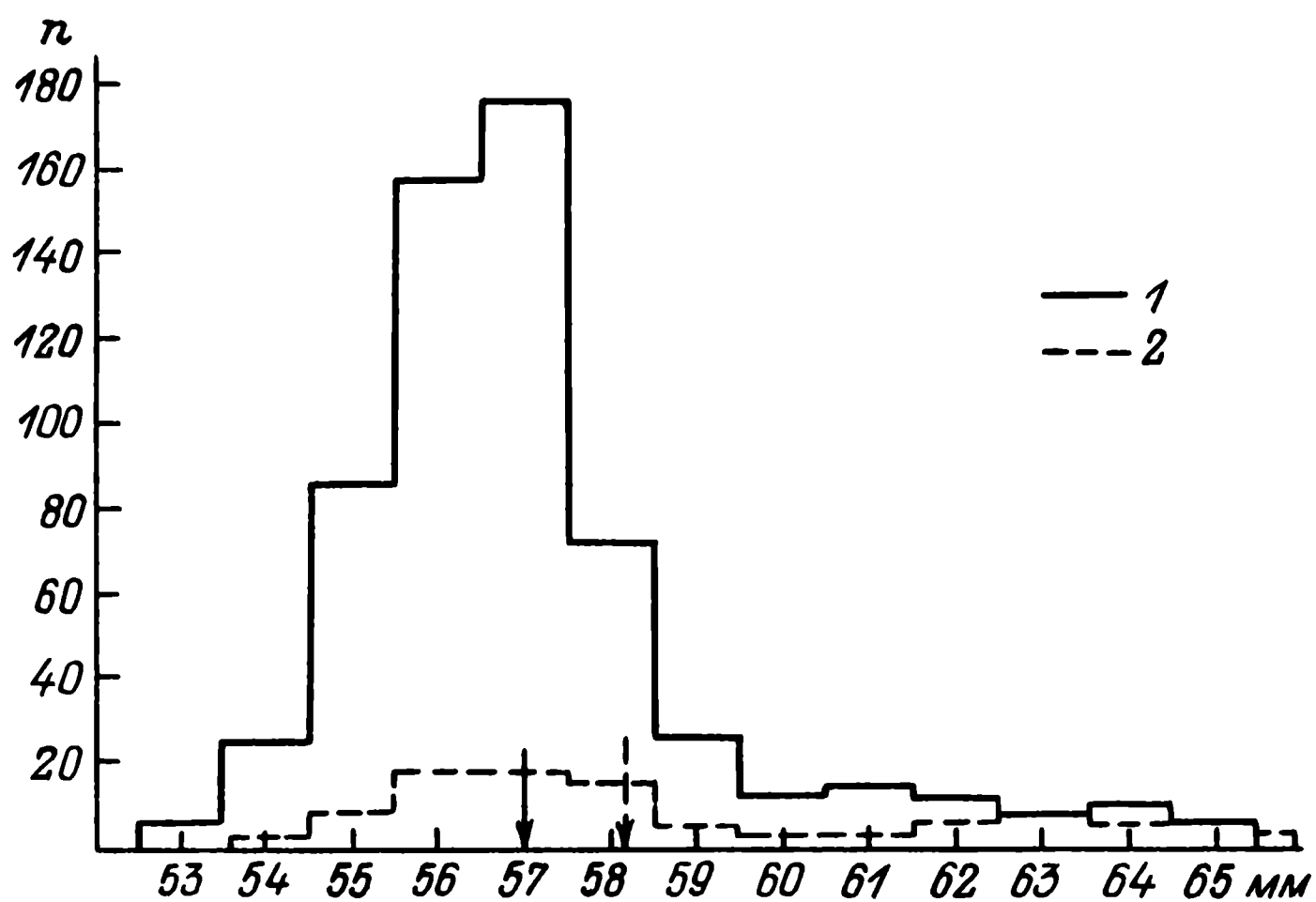


Рис. 11. Гистограммы распределения величин длины крыла *Ph. collybita*, пойманных во время весенней (1) и осенней (2) миграций 1989 г. (А) и 1988 г. (Б)
Обозначения как на рис. 1

Distribution of wing length of *Ph. collybita* during spring (1) and autumn (2) migration
Symbols as in fig. 1

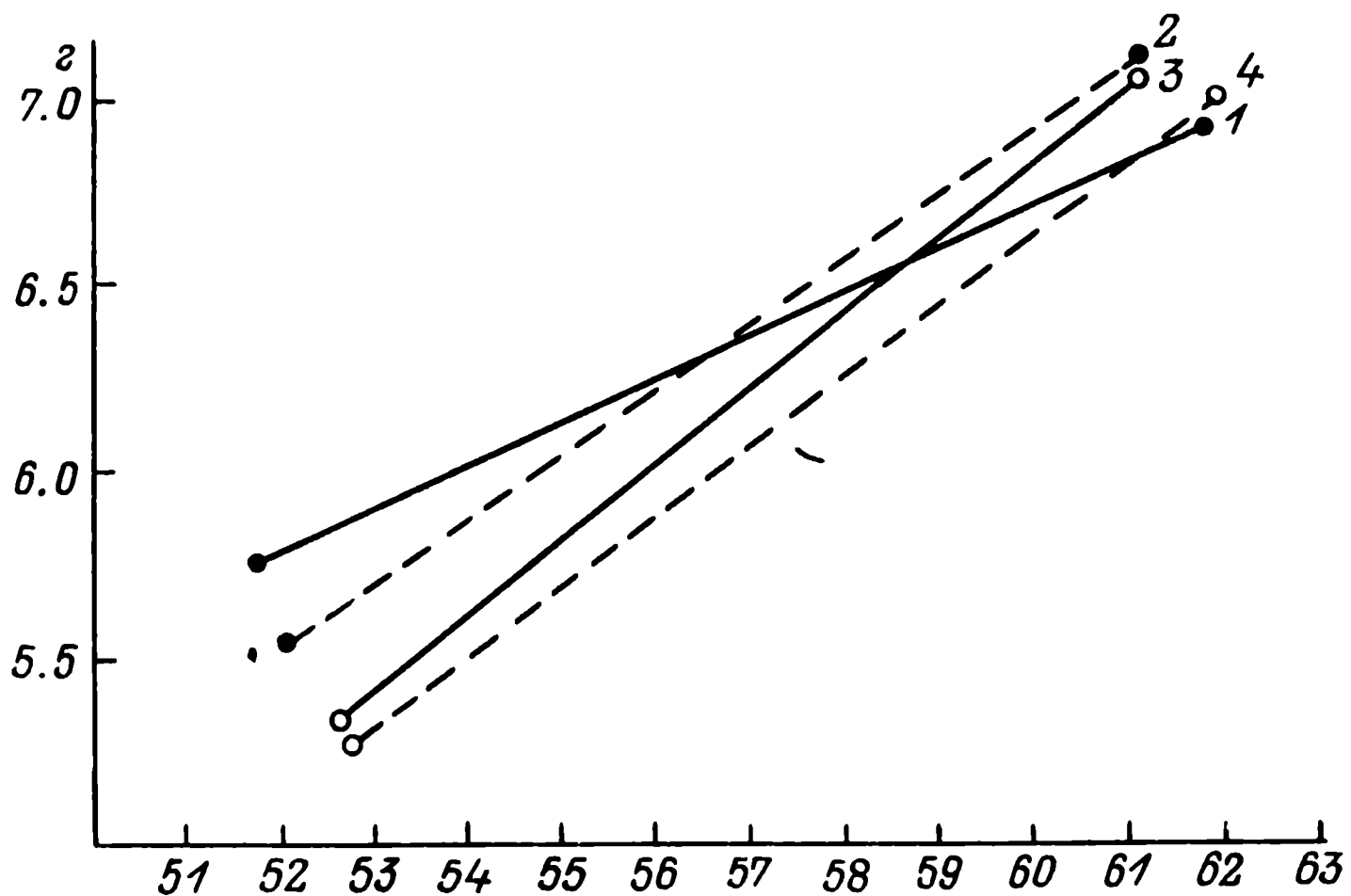


Рис. 12. Зависимость между длиной крыла (X , мм) и массой тела (Y , г) у *Ph. collybita*, пойманных весной и осенью 1988 и 1989 г.:

1 — теоретическая линия регрессии для нежирных птиц в 7—8 ч. ($y=0.126x-0.791$, $n=32$, $r=0.49$, $p<0.01$) весной 1988 г.; 2 — то же осенью 1988 г. ($y=0.196x-4.804$, $n=13$, $r=0.93$, $p<0.01$); 3 — то же весной 1989 г. ($y=0.193x-4.773$, $n=52$, $r=0.79$, $p<0.01$); 4 — то же осенью 1989 г. ($y=0.191x-4.850$, $n=14$, $r=0.91$, $p<0.01$). Остальные обозначения как на рис. 8

The relation between wing length (X , mm) and body weight (Y , g) in *Ph. collybita*, netted in spring and autumn 1988 and 1989:

1, — theoretical line of regression for lean birds in 7—8 hours in spring 1988, 2 — regression in autumn 1988, 3 — regression in spring 1989, 4 — regression in autumn 1989. Symbols as in fig. 8

ожидать и различий в массе тела, что однако не выявлено. Учитывая сказанное, мы приходим к выводу, что межгодовые различия в длине крыла связаны с неодинаковым измерением этого показателя (в пользу этого говорит также однонаправленность смещения этого показателя в оба сезона).

Существуют определенные трудности в интерпретации данных о длине крыла этого вида во время пролета в месте изучения. В районе отлова трудно разделить птиц не только на разные подвиды, но и внутри вида по полу. У европейского подвида *Ph. c. collybita* длина крыла самок находится в пределах 55—61 мм, а самцов 63—68 мм (Tiainen, Hanski, 1985) с незначительным перекрытием. Через долину Мургаба пролетают несколько восточных подвигов этого вида (*Ph. c. abietinus*, *Ph. c. tristis*, *Ph. c. fulvescens*), у которых дисперсия длины крыла самцов и самок шире и имеется значительное перекрывание величин этих показателей. По этим причинам мы вынуждены использовать длину крыла самцов и самок в виде единой выборки. Наклон линии регрессии массы тела к длине крыла оказывается поэтому более крутым, чем если бы была возможность учитывать самцов и самок отдельно. Если искусственно разделить показатели длины крыла, посчитав, что в интервале от 53 до 59 мм — только самки, а в

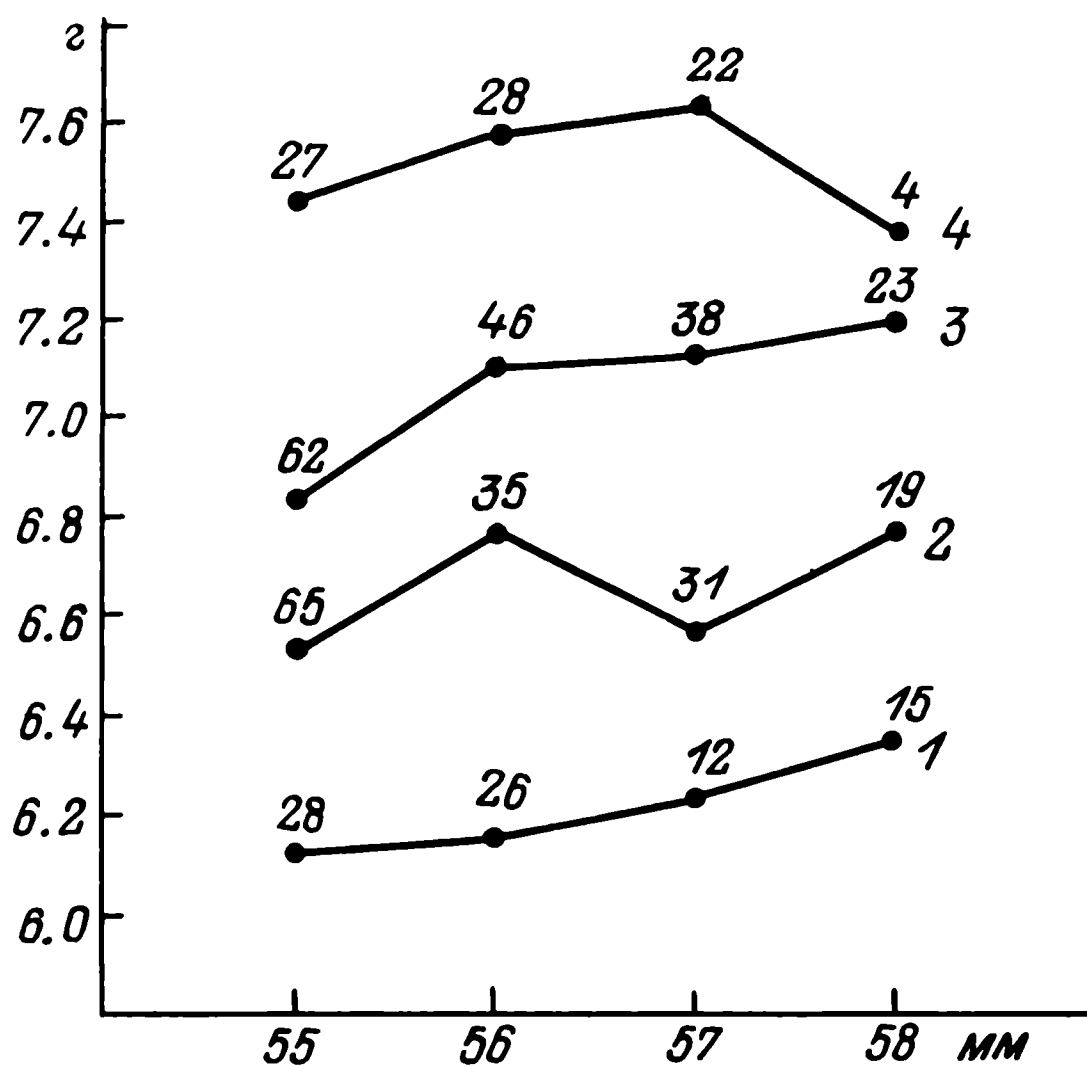


Рис. 13. Масса тела, длина крыла и жирность у *Ph. collybita*, пойманных весной 1989 г.:

1 — балл жира «нет», 2 — балл жира «мало», 3 — балл жира «средне», 4 — балл жира «много» Цифры около точек — число обследованных птиц. Остальные обозначения как на рис. 8

Body weight, wing length and fattening of *Ph. collybita*, netted in spring 1989:

1 — class „not“, 2 — class „little“, 3 — class „middle“, 4 — class „much“ Number by points — „n“ of examined birds. Symbols as in fig. 8

интервале 61—67 мм — самцы, то окажется, что по данным весны 1989 г. в первую группу попадет 86% птиц, примерно столько же и в 1988 г. (см. рис. 11). На длину крыла 56 и 57 мм приходится 54% всех пойманных птиц. Возможно, на этот промежуток приходится зона перекрывания значений длины крыла самцов и самок разных подвигов и популяций. Столь высокая доля «короткокрылых» птиц может указывать также на то, что сроки нашего отлова приходились на время основного пролета самок.

Различий в массе тела птиц данного вида в разные сезоны миграций в 1989 г. не было обнаружено (табл. 7, 8), а в 1988 г. осенью масса тела в среднем была несколько выше, чем весной (табл. 5, 6), возможно из-за большего числа длиннокрылых птиц, пойманных в тот сезон (см. рис. 11, Б). Межгодовые различия этого показателя отсутствовали.

Обнаружены достоверные межгодовые различия в жирности птиц (табл. 20, рис. 14, Б). Имеется также высокая степень зависимости между визуальными оценками баллами жира и массой тела (табл. 18, рис. 14, А; 13). Отсутствие межгодовых различий в массе тела на фоне высокой зависимости между массой тела и жирностью приводит к выводу о том, что в разные годы баллы жира в подкожных жировых депо оценивались неодинаково.

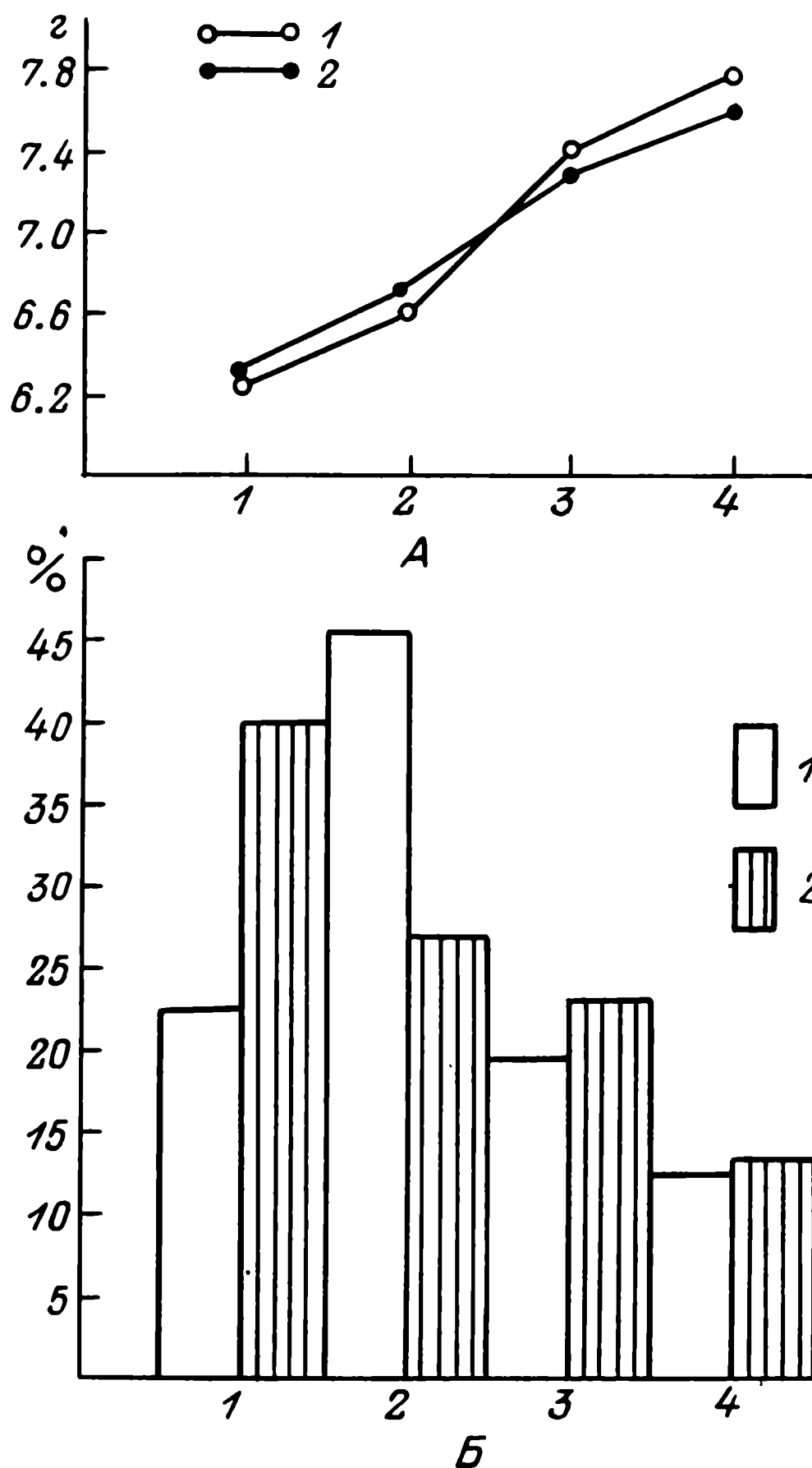


Рис. 14. Зависимость между массой тела и жирностью (А) и соотношением баллов жирности (Б) у *Ph. collybita*, пойманных в 1988 и 1989 г
Обозначения как на рис. 2

The relation between body weight and fatness (A) and percent of distribution of fat classes (B) in *Ph. collybita*, netted in 1988 and 1989
Symbols as in fig. 2

Рассмотрим суточный характер отлова обсуждаемого вида в долине р. Мургаб. В отличие от других видов имеются различия в ходе дневной фазы миграции весной и осенью. С другой стороны, весной в оба года в одни и те же часы (18—21) наблюдался ярко выраженный вечерний пик отловов, верхняя точка которого на 25—55% превосходит утренний пик (см.рис. 4, В, Г). Подобная же динамика характерна и для распределения долей птиц разной жирности в течение дня (см. рис. 5, В). Сопоставление рис. 4, В и рис. 5, В ставит ряд вопросов. Ранее было показано, что про-

являющаяся в отловах ритмика прямо зависит от поведения птиц (Яблонкевич, 1986; Яблонкевич, Шаповал, 1987). Особи с повышенной миграционной активностью, сочетающейся с кормовой, что наблюдается утром, лучше всего попадают в сети. С другой стороны, вечером во многих случаях наблюдается повышение как кормовой, так и специфической вечерней активности. Возникает вопрос: почему вечерняя активность сильнее проявляется у жирных птиц, и что это за птицы? Возможно, что это — менее активные жирные птицы, проявляющие особую активность только перед ночным миграционным броском. Возможно, также, что это — птицы, накопившие в течение дня энергетические резервы, достаточные для ночного миграционного броска. Скорее всего, обе группы птиц представлены в вечернем пике отловов. Рассмотрим, могут ли нежирные птицы накопить необходимые для миграционного ночного полета энергетические резервы.

В оба года и сезона имеет место увеличение массы тела пойманных птиц от утра к вечеру. Динамика изменений этого показателя сходна (рис. 15, А, Б). При рассмотрении всех данных (табл. 9), оказалось, что средний прирост массы тела от утра к вечеру в оба года весной был одинаков и составлял 0.8 г, или 12% от утренней массы тела. Осенние величины были сходными (табл. 10; рис. 15; Б). Для уточнения этих данных мы провели анализ изменений массы тела у нежирных птиц с фиксированной длиной крыла (табл. 19). В среднем прирост массы тела к вечеру оказался немного выше $13.6 \pm 1.2\%$, при широкой флуктуации между выборками. Как видно из рис. 5, В и 16, доля жирных птиц в вечерних отловах значительно возрастает по сравнению с утренними, достигая 60—100% от всех пойманных в эти часы, причем это характерно для любого из дней отловов. Могут ли птицы обследуемого вида в течение дня значительно увеличить жирность? Для ответа на этот вопрос использовали многочисленные данные за 1989 г (масса тела «нежирных» и «маложирных» птиц утром с 7 до 9 ч и птиц баллов жирности «мало», «средне» и «много» вечером с 18 до 21 ч). Удалось определить (табл. 21), что для возрастания жирности от балла «нет» до «мало», от «мало» до «средне» и от «средне» до «много» необходим прирост массы тела порядка 7%. Сопоставляя эти данные с результатами в табл. 18 и 19, видим, что средний прирост массы тела в 12—13% по отношению к утренней массе тела позволяет увеличить жирность на 1—2 балла, т. е. птицы, имеющие утром баллы жирности «нет» и «мало», могут достичь к вечеру баллов «средне» и «много». Сравнивая прирост массы тела с ночными потерями массы тела в покое (табл. 11) обнаруживаем, что если бы птицы оставались в месте отлова на несколько дней, то они могли бы иметь положительный энергетический баланс порядка минимум 0.3 г (4.5% утренней массы тела) в сутки.

К сожалению, подтвердить эти данные повторными отловами затруднительно из-за малого их числа. Хотя этот вид птиц хорошо

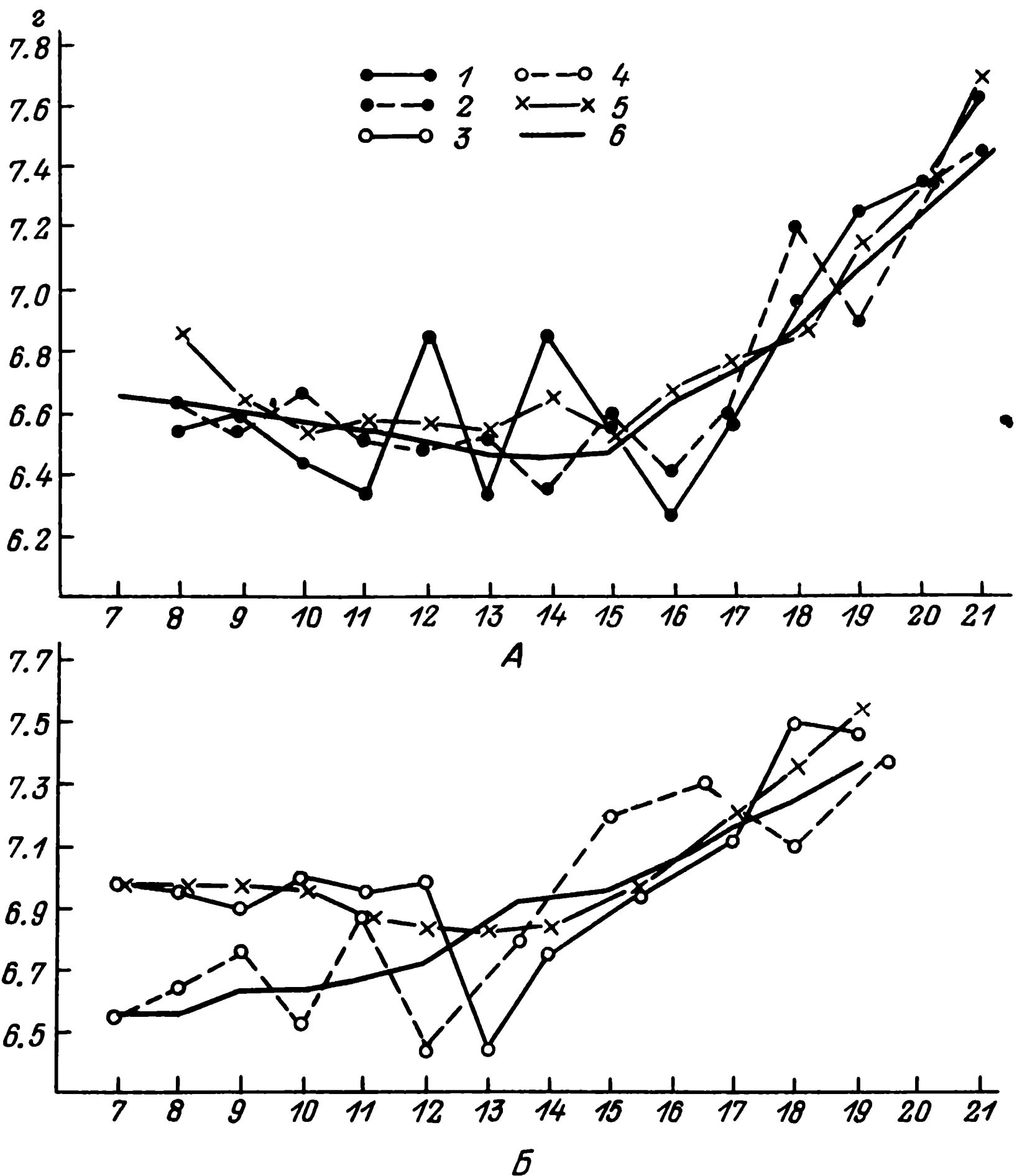


Рис. 15. Изменение массы тела в течение дня у *Ph. collybita*, пойманных весной (А) и осенью (Б) 1988 и 1989 г.:

1 — весна 1988 г., 2 — весна 1989 г., 3 — осень 1988 г., 4 — осень 1989 г., 5 — выравненные кривые для 1988 г., 6 — выравненные кривые для 1989 г. Остальные обозначения как на рис. 6

Diurnal changes of body weight in *Ph. collybita* netted in spring (A) and autumn (Б) 1988 and 1989:

1 — spring 1988, 2 — spring 1989, 3 — autumn — 1988, 4 — autumn 1989, 5 — even line 1988, 6 — line 1989. Symbols as in fig. 6

попадает в сети, занимая первое место по числу пойманных особей, доля повторных поимок незначительна (табл. 12): 1.7—4.3%. Столь низкая доля повторных отловов заставляет думать, что перемещающиеся в долине Мургаба днем птицы и без длительных остановок накапливают достаточно энергии для совершения ночного миграционного броска. По имеющимся данным (табл.

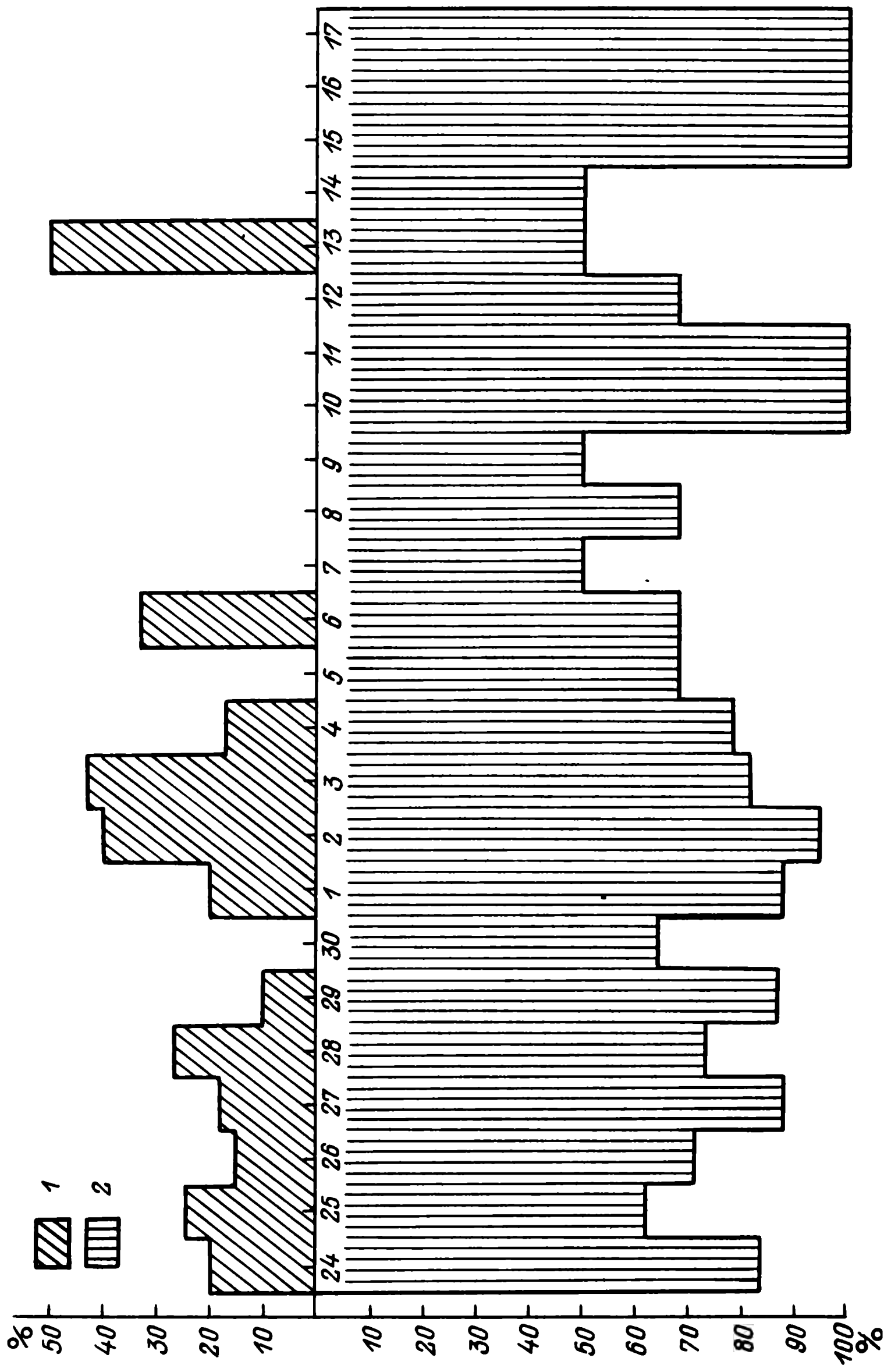


Рис. 16. Доля жирных *Ph. collybita*, пойманных утром (1) и вечером (2) во время весенней миграции 1989 г.
 По абсциссе — даты отлова, по ординате — доля жирных птиц от всех отловленных в соответствующий день, %
 Percent of distribution of fatty *Ph. collybita*, netted in morning (1) and in evening (2) during spring migration 1989
 of fatty birds netted in every day

13—16) у птиц, повторно пойманных в этот же день, кормовое поведение нарушается, птицы явно недоедают, и через сутки энергетический баланс у таких птиц становится отрицательным (в среднем -0.2 ± 0.1 г). У птиц, пойманных через несколько суток в одни и те же часы, обнаруживается увеличение массы тела в среднем на 0.16 ± 0.01 г/сут. Эта величина меньше той, которая получена на основе однократных поимок. Ночные потери (0.06 ± 0.01 г/ч) и увеличение массы тела (0.7 ± 0.12 г) в течение дня по повторным отловам вполне соответствуют экспериментальным и расчетным результатам. Таким образом, *Ph. collybita* в течение дневных перемещений по тугаям вдоль Мургаба имеют благоприятные кормовые условия для получения энергии, затрачиваемой на дневную миграцию, поиск корма и на накопление резервов для ночного миграционного броска, который в той или иной форме происходит почти каждую ночь.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты данной работы можно рассматривать как с точки зрения получения новых данных, так и с методической точки зрения. Начнем обсуждение с последнего.

Во многих исследованиях, особенно, когда речь идет о малоизученных районах, приходится иметь дело с данными, которые получены в результате кратковременных поездок, часто в разные годы, и ограниченными по числу пойманных и обследованных экземпляров птиц. Иногда приходится пользоваться аналогичными литературными данными. В настоящей работе были проведены довольно длительные отловы птиц в одном и том же месте в два миграционных сезона. Два последовательных года работы проводились двумя группами исследователей, близких по квалификации, но до начала работы различия навыков при оценках длины крыла и жирности не были протестированы. При анализе результатов, в частности межгодовых различий показателей прижизненного обследования птиц, возникли вопросы: по каким показателям различия были объективно обусловлены, а какие возникли из-за систематической ошибки в определении того или иного признака.

Для выяснения этих вопросов проведено сопоставление результатов (табл. 20) определения массы тела, длины крыла и жирности птиц между сезонами в пределах одного года (одни и те же исследователи) и между последовательными годами (разные исследователи). Различия, выявленные в пределах одного года — это объективно существующие флуктуации в поло-возрастной структуре пролетных особей во время весенней и осенней миграции, различия в обношенности оперения по отношению ко времени линьки, разное физиологическое состояние птиц в соответствующих фазах годового цикла и т. п. Эти различия так же, как форма распределений величин и динамика дневных активностей

в пределах каждого года (когда определение велось одними и теми же исследователями), были сходны.

Межгодовые различия в массе тела были выявлены у 31% исследованных видов птиц, по длине крыла — у 56%, по жирности — у 77% видов. Каковы же источники таких различий? Частично это уже обсуждено в повидовых очерках. Рассмотрим способы измерения. Масса тела измеряется прибором, и различия могут происходить из-за ошибок в настройке прибора в оба года, что маловероятно, хотя и не полностью исключено. В нашем исследовании мы не наблюдаем одностороннего смещения результатов взвешиваний у разных видов птиц.

Измерение длины крыла связано с индивидуальными навыками и привычками в отношении выпрямления маховых во время прикладывания крыла к линейке. Оценка данных (табл. 20) показывает, что в 9 из 16 случаев, когда были выявлены достоверные различия в длине крыла, в 1989 г. этот показатель был выше, чем в 1988 г. (в среднем на 1.0 ± 0.16 мм). Вряд ли можно ожидать, что у 6 разных видов весной и у 3 осенью при случайном отлове длины крыла, вне связи с другими показателями (массой тела, жирностью), обнаружит одностороннее смещение. Вероятнее всего, что в данном случае различия в навыке измерения длины крыла именно таким образом повлияли на результат.

Определение жирности визуальным способом дает представление о наполненности подкожных жировых депо и является качественным показателем, сильно зависящим от привычек того или иного исследователя. Тестирование подчас обнаруживает смещение в 1—2 балла, а при четырехбалльной системе оценки это особенно сильно сказывается на результатах. Легко обнаруживаются «завышающие» или «занижающие» по отношению к истинному баллу исследователи. Если в последовательные годы отловы производились именно такими разными исследователями, то обнаружатся достоверные различия жирности вне зависимости от массы тела и длины крыла. Сопоставляя данные, приведенные в табл. 1—4 и рис. 2, Б; 7, Б; 14, Б видим, что во всех случаях в 1988 г. жирность была определена в среднем на 0.5 балла выше, чем в 1989 г. Отсюда же следует, что в 1989 г. кольцеватели для многих видов приписывали балл жира «нет» большему числу птиц, чем в 1988 г. В одном ряду с этими данными находятся и результаты в табл. 18, где проведена оценка средней массы тела птиц каждого балла жирности. Весенние данные, когда отловы были особенно многочисленны, указывают на то, что в большинстве случаев масса тела птиц, отнесенных к баллам «мало» и «средне», а у *Ph. collybita*, *Ph. trochiloides* и *M. parva* и к баллу «нет» была в 1989 г. более высокой, чем в 1988 г. Осенние данные не так показательны из-за меньшего числа отловленных птиц. С другой стороны, данные, полученные одними и теми же исследователями в том же году, но в разные сезоны, обнаруживают сходные тенденции изменения жирности. Они заключаются в том, что осенью

жирность пролетных птиц разных видов в среднем на 0.5—1 балл выше, чем весной.

Таким образом, можно заключить, что при сопоставлении результатов обследования птиц при кратковременных или длительных отловах, полученных в разные годы и (или) разными исследователями, следует проводить тщательный анализ полученных различий, учитывая следующее: 1) количественные инструментальные данные заслуживают большего доверия и наиболее пригодны при сравнениях, чем другие; 2) вариации длины крыла связаны с различием степени выпрямления крыла у разных исследователей. Смещение, возникающее при этом, как правило, одинаково для разных видов и особей птиц и может быть выявлено при большом числе обследованных видов; 3) больше всего варьирует у разных исследователей определение баллов жирности птиц, поэтому при получении достоверных различий по этому показателю следует детально анализировать природу расхождений и корректировать полученные результаты.

Что же касается других результатов данной работы, то их можно кратко суммировать следующим образом. Результаты изучения особенностей осеннего и весеннего пролетов показывают, что тугайные биотопы вдоль рек, которые текут в меридиональном направлении, играют важную роль направляющих линий в дневной фазе миграции птиц. В тугаях наблюдается высокая численность мигрантов разных видов и большая интенсивность утренних миграционных перемещений.

Особенностью места отлова явилась узость полосы тугаев, которые состоят из густых зарослей тамарисков (обычного растения пустынной зоны) и разреженных рощиц туранги (тополь разнолистный). Различия в вегетации хлопчатника весной и осенью накладывают отпечаток на численность и, частично, на видовой состав птиц. Весной поля хлопчатника совершенно голые, обработаны гербицидами. Почти все пролетные птицы концентрируются в кустарниках вдоль реки, поэтому численность пойманных особей и плотность отловов высоки. Осенью, когда поля хлопчатника обильно вегетируют (уборка происходит во второй половине октября), многие птицы кормятся и укрываются от жары в полях среди стеблей растений. Из-за этого плотность птиц в тугаях и их численность в отловах значительно ниже, чем весной. Это имеет место, правда, не у всех видов. *S. curruca* и *M. parva*, например, в основном держатся среди кустарников, тогда как камышовки и пеночки в большом числе наблюдаются кормящимися в тени стеблей хлопчатника. Таким образом, число птиц на единицу площади тугайного биотопа весной оказывается в несколько раз выше, чем осенью. Тем не менее, как видно из табл. 9, 10 и рис. 6, 10, 15, эффективность питания, выраженная в увеличении массы тела в течение дня, сходна в оба миграционных сезона. Следовательно, высокая кормовая продуктивность тугаев весной дает возможность большему числу мигрирующих

птиц эффективно кормиться в течение дня, а осенью птицы, рассредотачиваясь на более широкой площади, кормятся столь же эффективно.

Как видно по данным повторных отловов (табл. 13—16), большинство птиц не останавливалось в районе нашего исследования на длительный период; тем не менее кормежка в течение дня обеспечивает к вечеру прирост массы тела больший, чем необходим для ночевки (в покое). Если бы птицы останавливались в месте отлова, они могли бы довольно быстро увеличить свои энергетические запасы. Вместе с тем, некоторые виды птиц, как например *Ph. collybita* (табл. 19, 21 и рис. 15), в течение дня находят достаточно корма, чтобы увеличить жирность на 1—2 балла и совершить ночной миграционный бросок.

Анализируя суточную динамику отловов (см. рис. 4, 5), изменение массы тела (табл. 9, 10; рис. 6, 10, 15), жирность и ночные потери, можно прийти к следующим выводам об общем характере дневной фазы миграции в долине р. Мургаб. Типичен высокий пик утренней активности. В это время птицы осуществляют дневную фазу миграции, перемещаясь по кустарникам в миграционном направлении и попутно кормясь. С усилением дневной жары интенсивность миграционных перемещений снижается при сохранении кормовых (при этом птицы ловятся в меньшем числе). Они больше скрываются в тени кустарников. К вечеру интенсивность перемещений и кормежки несколько возрастают. У *Ph. collybita*, например, эта фаза дневного цикла выражена особенно ярко (см. рис. 4, В, Г и 5, В). У этого вида птиц к вечеру накапливаются достаточные жировые резервы и, вероятно, регулярно происходит ночной миграционный полет, в результате которого птицы теряют жир. Подобный ход дневной миграции и динамика массы тела показывают, что в тугайном биотопе в течение дня птицы находят достаточно корма, чтобы получить энергию, необходимую для затрат на утренние миграционные перемещения с попутным поиском корма, дневную паузу и последующую кормовую активность и терморегуляцию. Параллельно с этим в течение дня накапливается достаточно энергии, чтобы провести ночной миграционный бросок. Последний может быть более или менее длительным в зависимости от величины накопленной энергии и благоприятности погодных условий для полета. Таким образом, миграция в данном районе может осуществляться на фоне невысокой жирности птиц и без длительных остановок, связанных с накоплением больших энергетических резервов. В пользу такой точки зрения, помимо прочего, говорит и довольно скудное число повторно пойманных в этом месте птиц.

В работе мы не касались характеристик видового и половозрастного состава пролетных птиц, а также особенностей динамики массы тела птиц, гнездящихся в районе тугаев, таких как *H. caligata*, *S. mystacea* и др., хотя эти данные приведены. Анализ

этих материалов будет опубликован отдельно, так же, как и сведения о пролете *M. parva* в аридной зоне.

Все вышеизложенное показывает, насколько важны тугайные биотопы как кормовая база для мигрирующих и гнездящихся птиц в Средней Азии, особенно в весеннее время. В среднеазиатском регионе с его современным монокультурным сельским хозяйством почти все доступные площади заняты посевами хлопчатника. Во время весенней миграции, которая приходится на март—май, эти огромные поля, обработанные гербицидами, стоят совершенно голыми, без растительности и насекомых. Сокращение площадей тугаев за счет хлопковых полей (что происходит в долине Мургаба и около многих других рек Средней Азии), помимо всех прочих негативных последствий, может катастрофически повлиять на возможность птиц Евразии благополучно достигать мест гнездовий после зимовок в Индии, Южной Азии и Африке.

Таблица 1

Масса тела, жирность и длина крыла птиц, пойманных весной 1988 г.
The body weight, fattening rate and wing length of the birds captured in spring 1988

Виды Species		Масса тела, г Body weight, g		Число птиц каждого балла жирности Fattening rate				Длина крыла, мм Wing length, mm	
		$\bar{X} \pm SE$	Lim	«по»	«мало» «little»	«средне» «mean»	«много» «much»	$\bar{X} \pm SE$	Lim
<i>Luscinia megarhynchos</i>	30	22.6±0.3	19.5—25.2	5	13	10	2	91.8±0.3	88—95
<i>Saxicola caprata</i>	4	15.4±0.6	14.4—17.3	1	1	2		73.0±1.5	70—77
<i>Cettia cetti</i>	3	14.0±0.4	13.3—14.5			3		60.7±0.3	60—61
<i>Cyanosylvia svecica</i>	4	15.0±1.1	11.9—16.5	2	2			70.0±1.4	66—73
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	1		12.9		1				81
<i>Erythropygia galactotes</i>	2		20.0; 21.2		2				84; 89
<i>Acrocephalus agricola</i>	38	8.9±0.1	7.3—10.1	10	23	5		56.6±0.2	53—60
<i>A. dumetorum</i>	241	11.0±0.1	9.0—12.8	64	144	21	5	62.6±0.1	60—67
<i>A. scirpaceus</i>	7	10.6±0.2	9.8—11.9	4	4	1		67.6±0.8	65—70
<i>A. arundinaceus</i>	1		23.0		1				84
<i>A. stentoreus</i>	3	27.0±0.3	26.4—27.5	1	1	1		87.3±1.8	84—90
<i>Hippolais caligata</i>	74	8.2±0.1	7.2—9.6	45	28	1		60.3±0.2	57—64
<i>H. pallida</i>	2		8.9; 9.9		2				67; 68
<i>Sylvia curruca</i>	71	11.0±0.1	8.9—13.5	21	31	14	4	63.5±0.2	58—69
<i>S. mystacea</i>	13	10.4±0.3	8.5—12.4	5	6	1	1	60.6±0.5	57—63
<i>Phylloscopus trochilus</i>	3	8.9±0.7	7.6—10.0		1		2	66.0±2.0	63—70
<i>Ph. collybita</i>	233	6.8±0.1	5.3—9.2	52	106	45	29	55.7±0.1	50—65
<i>Ph. trochiloides</i>	129	7.5±0.1	6.3—9.0	14	66	43	6	63.0±0.2	58—68
<i>Muscicapa striata</i>	5	14.4±0.6	13.4—16.8		4	1		88.2±0.4	87—89
<i>M. parva</i>	129	9.3±0.1	7.6—12.4	39	59	25	4	65.5±0.1	57—70
<i>Remiz pendulinus</i>	2		7.1; 7.6			2			51; 53
<i>Parus bokharensis</i>	21	15.7±0.3	12.7—16.7	8	13			64.5±0.6	59—69
<i>Carpodacus erythrurus</i>	8	23.0±0.7	20.1—25.8		3	4	1	84.7±0.7	82—87

Масса тела, жирность и длина крыла птиц, пойманных осенью 1988 г.
The body weight, fattening rate and wing length of the birds captured in autumn 1988

Виды Species		Масса тела, г Body weight, g		Число птиц каждого балла жирности Fattening rate			Длина крыла, мм Wing length, mm	
		$\bar{X} \pm SE$	Lim	«нет» «no»	«мало» «little»	«средне» «mean»	$\bar{X} \pm SE$	Lim
<i>Cyanosylvia svecica</i>	29	15.6±0.3	12.8—18.0	6	7	12	73.7±0.6	68—81
<i>Turdus ruficollis</i>	1		100.0		1			95
<i>Locustella luscinioids</i>	1		17.0					68
<i>Acrocephalus agricola</i>	6	9.7±0.4	9.0—11.0		1	2	56.3±0.3	55—57
<i>Acrocephalus dumetorum</i>	4	10.9±0.4	10.4—12.1		1	2	62.0±0.7	61—64
<i>Hippolais caligata</i>	1		8.9			1		62
<i>Sylvia curruca</i>	100	11.3±0.1	8.7—14.8	4	33	28	63.9±0.2	58—68
<i>Sylvia mystacea</i>	6	11.5±0.6	10.4—13.1		4		61.3±0.7	60—64
<i>Phylloscopus collybita</i>	164	7.0±0.1	5.8—8.6	16	75	50	57.7±0.2	53—65
<i>Ph. trochiloides</i>	1		9.3			1		60
<i>Scotocerca inquieta</i>	3	8.5±0.5	7.9—9.4		2		50.7±0.9	49—52
<i>Muscicapa striata</i>	2		14.9; 16.2			1		85; 86
<i>Muscicapa parva</i>	127	9.9±0.1	8.3—12.1	39	59	25	67.8±0.2	64—72
<i>Parus bokharensis</i>	15	15.4±0.3	13.3—17.3	1	10	2	66.4±0.5	64—70
<i>Carpodacus erythrurus</i>	27	22.4±0.4	18.2—25.9	1	12	9	82.7±0.4	78—86

Таблица 3

Масса тела, жирность и длина крыла птиц, пойманных весной 1989 г.
The body weight, fattening rate and wing length of the birds captured in spring 1989

Виды Species		Масса тела, г Body weight, g		Число птиц каждого балла жирности Fattening rate				Длина крыла, мм Wing length, mm	
		$\bar{X} \pm SE$	lim	«нет» «not»	«мало» «little»	«средне» «mean»	«много» «much»	$\bar{X} \pm SE$	lim
<i>Luscinia megarhynchos</i>	33	22.9±0.2	19.4—25.9	18	12	2		92.9±0.4	88—97
<i>Cyanosylvia svecica</i>	22	16.0±0.2	13.9—17.8	11	8	2	1	72.8±0.7	67—77
<i>Acrocephalus dumetorum</i>	570	10.9±0.1	9.0—12.7	440	88	33	9	63.1±0.1	59—67
<i>Hippolais caligata</i>	189	8.4±0.1	7.1—11.7	171	17	1		61.2±0.1	58—69
<i>Sylvia communis</i>	7	15.0±0.6	12.8—17.1	4	1	2		77.1±0.8	75—80
<i>S. curruca</i>	279	10.6±0.1	8.3—14.1	188	63	17	11	64.4±0.1	59—70
<i>Phylloscopus trochilus</i>	9	8.3±0.3	7.3—10.3	3	4	2		68.1±1.0	75—72
<i>Ph. collybita</i>	616	6.8±0.1	5.5—10.3	221	165	142	88	57.0±0.1	53—65
<i>Ph. trochiloides</i>	107	7.4±0.1	6.1—12.6	67	36	4		63.5±0.2	60—68
<i>Muscicapa parva</i>	78	9.4±0.1	6.7—11.2	35	31	11	1	67.6±0.2	64—71
<i>Carpodacus erythrinus</i>	16	21.6±0.4	18.9—23.8	6	5	4	1	83.4±0.6	80—86

Масса тела, жирность и длина крыла птиц, пойманных осенью 1989 г.
The body weight, fattening rate and wing length of the birds captured in autumn 1989

Виды Species		Масса тела, г Body weight, g		Число птиц каждого балла жирности Fattening rate				Длина крыла, мм Wing length, mm	
		$\bar{X} \pm SE$	lim	«нет» «not»	«мало» «little»	«средне» «mean»	«много» «much»	$\bar{X} \pm SE$	lim
<i>Luscinia megarhynchos</i>	4	23.6±0.9	21.9—25.6	1	1	2		93.7±1.6	89—96
<i>Cyanosylvia svecica</i>	9	15.9±0.4	13.9±17.8	3	4	1	1	71.8±0.8	69—77
<i>Acrocephalus agricola</i>	8	9.2±0.2	8.4—10.3	1	1	4	2	57.0±0.5	55+59
<i>A. dumetorum</i>	25	11.9±0.2	9.4—13.8	2	4	2	17	63.5±0.3	61—66
<i>Sylvia communis</i>	5	15.6±0.4	14.3—16.2		1	1	3	73.6±0.7	72—75
<i>S. curruca</i>	105	10.7±0.1	8.8—13.9	26	35	23	18	64.4±0.2	58—68
<i>S. mystacea</i>	15	10.1±0.1	9.1—11.0	4	10	1		60.3±0.3	59—63
<i>Phylloscopus collybita</i>	86	6.8±0.1	5.4—8.8	32	21	22	13	58.2±0.3	54—64
<i>Muscicapa striata</i>	4	15.0±0.5	13.9—16.4		3		1	87.5±0.9	86—89
<i>M. parva</i>	55	9.4±0.1	8.1—11.0	20	16	16	3	67.8±0.3	64—73
<i>Carpodacus erythrinus</i>	22	22.1±0.4	19.5—26.4	7	7	6	2	82.1±0.5	78—87

Таблица 5

Сопоставление массы тела ($M \pm SE$, г) и длины крыла ($A \pm SE$, мм)
некоторых видов птиц, пойманных весной и осенью 1988 г.

Comparison of body weight and wing length of birds captured in spring
and autumn 1988

Виды Species	Весна Spring			Осень Autumn			<i>P</i>	
	<i>n</i>	$M \pm SE$	$A \pm SE$	<i>n</i>	$M \pm SE$	$A \pm SE$	<i>M</i>	<i>A</i>
<i>C. svecica</i>	4	15.0 ± 1.0	70.0 ± 1.4	29	15.6 ± 0.3	73.7 ± 0.6	NS	NS
<i>A. dumetorum</i>	234	11.0 ± 0.1	62.6 ± 0.1	4	10.9 ± 0.4	62.0 ± 0.7	NS	NS
<i>A. agricola</i>	38	8.9 ± 0.1	56.6 ± 0.3	6	9.7 ± 0.4	56.3 ± 0.3	S	NS
<i>S. curruca</i>	70	11.0 ± 0.1	63.5 ± 0.2	107	11.3 ± 0.1	63.9 ± 0.2	NS	NS
<i>Ph. collybita</i>	232	6.8 ± 0.1	55.7 ± 0.1	164	7.0 ± 0.1	57.7 ± 0.2	S	S
<i>M. parva</i>	127	9.3 ± 0.1	65.5 ± 0.1	126	9.9 ± 0.1	67.8 ± 0.2	S	S
<i>C. erythrurus</i>	8	23.0 ± 0.7	84.7 ± 0.8	27	22.4 ± 0.4	82.7 ± 0.4	NS	S

Примечание: *p* — достоверность различий: *M* — между массой тела, *A* — между длиной крыла в разные годы.

p — probability of difference: *M* — between body weight, *A* — between wing length.

Таблица 6

Сопоставление массы тела ($M \pm SE$, г) и длины крыла ($A \pm SE$, мм)
некоторых видов птиц, пойманных осенью и весной 1989 г.

Comparison of body weight and wing length of birds captured in spring
and autumn 1989

Виды Species	Весна Spring			Осень Autumn			<i>P</i>	
	<i>n</i>	$M \pm SE$	$A \pm SE$	<i>n</i>	$M \pm SE$	$A \pm SE$	<i>M</i>	<i>A</i>
<i>C. svecica</i>	22	15.9 ± 0.3	72.8 ± 0.7	9	15.9 ± 0.4	71.8 ± 0.8	NS	NS
<i>A. dumetorum</i>	570	10.9 ± 0.1	63.1 ± 0.1	25	11.9 ± 0.2	63.5 ± 0.3	S	NS
<i>S. curruca</i>	276	10.7 ± 0.1	64.4 ± 0.1	105	10.7 ± 0.1	64.4 ± 0.2	NS	NS
<i>Ph. collybita</i>	616	6.8 ± 0.1	57.0 ± 0.1	86	6.8 ± 0.1	58.2 ± 0.3	NS	S
<i>M. parva</i>	78	9.4 ± 0.1	67.6 ± 0.2	57	9.5 ± 0.1	67.8 ± 0.3	NS	NS
<i>C. erythrurus</i>	16	21.6 ± 0.4	83.4 ± 0.6	22	22.1 ± 0.4	82.1 ± 0.5	NS	NS

Таблица 7

Сопоставление массы тела ($M \pm SE$, г) и длины крыла ($A \pm SE$, мм)
некоторых видов птиц, пойманных весной 1988 и 1989 гг.

Comparison of body weight and wing length of birds captured in spring 1988
and 1989

Виды Species	1988			1989			p	
	n	$M \pm SE$	$A \pm SE$	n	$M \pm SE$	$A \pm SE$	M	A
<i>L. megarhynchos</i>	30	22.6 ± 0.3	91.8 ± 0.4	33	22.9 ± 0.2	92.9 ± 0.4	NS	NS
<i>C. svecica</i>	4	15.0 ± 1.0	70.0 ± 1.4	22	15.9 ± 0.3	72.8 ± 0.7	NS	NS
<i>A. dumetorum</i>	234	11.0 ± 0.1	62.6 ± 0.1	570	10.9 ± 0.1	63.1 ± 0.1	NS	S
<i>H. caligata</i>	74	8.2 ± 0.1	60.3 ± 0.2	189	8.4 ± 0.1	61.2 ± 0.1	S	S
<i>S. curruca</i>	70	11.0 ± 0.1	63.5 ± 0.2	276	10.7 ± 0.1	64.4 ± 0.1	S	S
<i>Ph. collybita</i>	232	6.8 ± 0.1	55.7 ± 0.1	616	6.8 ± 0.1	57.0 ± 0.1	NS	S
<i>Ph. trochiloides</i>	130	7.5 ± 0.1	63.0 ± 0.2	107	7.4 ± 0.1	63.5 ± 0.2	NS	NS
<i>M. parva</i>	127	9.3 ± 0.1	65.5 ± 0.1	78	9.4 ± 0.1	67.6 ± 0.2	NS	S
<i>C. erythrurus</i>	8	23.0 ± 0.7	84.7 ± 0.8	16	21.6 ± 0.4	83.4 ± 0.6	NS	NS

Таблица 8

Сопоставление массы тела ($M \pm SE$, г) и длины крыла ($A \pm SE$, мм)
некоторых видов птиц, пойманных осенью 1988 и 1989 гг.

Comparison of body weight and wing length of birds captured in autumn 1988
and 1989

Виды Species	1988			1989			p	
	n	$M \pm SE$	$A \pm SE$	n	$M \pm SE$	$A \pm SE$	M	A
<i>C. svecica</i>	29	15.6 ± 0.3	73.7 ± 0.6	9	15.9 ± 0.4	71.8 ± 0.8	NS	NS
<i>A. dumetorum</i>	4	10.9 ± 0.4	62.0 ± 0.7	25	11.9 ± 0.2	63.5 ± 0.3	S	S
<i>A. agricola</i>	6	9.7 ± 0.4	56.3 ± 0.3	8	9.2 ± 0.3	57.0 ± 0.5	NS	NS
<i>S. curruca</i>	107	11.3 ± 0.1	63.9 ± 0.2	105	10.7 ± 0.1	64.4 ± 0.2	S	S
<i>Ph. collybita</i>	164	7.0 ± 0.1	57.7 ± 0.2	86	6.8 ± 0.1	58.2 ± 0.3	NS	S
<i>M. parva</i>	126	9.9 ± 0.1	67.8 ± 0.3	57	9.5 ± 0.1	67.8 ± 0.3	S	NS
<i>C. erythrurus</i>	27	22.4 ± 0.4	82.7 ± 0.4	22	22.1 ± 0.4	82.1 ± 0.5	NS	NS

Таблица 9

Изменение массы тела некоторых видов птиц в течение дня весной 1988 и 1989 гг.
Diurnal changes of body weight of birds in spring 1988 and 1989

Виды Species	1988				1989				1988	1989
	7—9 ч		18—20 ч		7—9 ч		18—20 ч		$M_2 - M_1$, г	
	<i>n</i>	$M_1 \pm SE$, г	<i>n</i>	$M_2 \pm SE$, г	<i>n</i>	$M_1 \pm SE$, г	<i>n</i>	$M_2 \pm SE$, г		
<i>L. megarhynchos</i>	8	21.4±0.6	4	24.3±0.6					2.9	
<i>A. dumetorum</i>	74	10.9±0.1	11	11.4±0.2	90	10.7±0.1	23	11.7±0.1	0.5	1.0
<i>A. agricola</i>	17	8.9±0.2	3	9.6±0.3					0.7	
<i>H. caligata</i>	29	8.0±0.2	12	8.7±0.3	47	8.2±0.1	18	9.0±0.1	0.7	0.8
<i>S. curruca</i>	22	10.7±0.2	5	11.9±0.5	60	10.5±0.1	20	11.4±0.3	1.2	0.9
<i>Ph. collybita</i>	70	6.6±0.1	54	7.4±0.1	54	6.6±0.1	34	7.4±0.1	0.8	0.8
<i>Ph. trochiloides</i>	33	7.4±0.1	32	7.9±0.2	47	7.2±0.1	18	7.9±0.1	0.5	0.7
<i>M. parva</i>					15	9.1±0.2	17	10.1±0.2		1.0

Примечание. $M_2 - M_1$ — разница между вечерней и утренней массой тела, г.
 $M_2 - M_1$ — difference between body weight in the evening and in the morning, g.

Таблица 10

Изменение массы тела некоторых видов птиц в течение дня осенью 1988 и 1989 гг.
Diurnal changes of body weight of birds in autumn 1988 and 1989

Виды Species	1988				1989				1988	1989
	7—8 ч		18—20 ч		7—8 ч		18—20 ч		$M_2 - M_1$, г	
	<i>n</i>	$M_1 \pm SE$, г	<i>n</i>	$M_2 \pm SE$, г	<i>n</i>	$M_1 \pm SE$, г	<i>n</i>	$M_2 \pm SE$, г		
<i>A. dumetorum</i>					7	11.3±0.6	7	12.6±0.5		1.3
<i>S. curruca</i>	19	11.2±0.4	6	12.4±0.4	23	10.7±0.2	7	11.6±0.2	1.2	0.9
<i>Ph. collybita</i>	62	6.9±0.1	17	7.5±0.2	22	6.6±0.2	17	7.4±0.6	0.6	0.8

Таблица 11

Ночные потери массы тела (г/ч) у некоторых видов птиц, пойманных осенью 1988 г.

Resting metabolism (g/hour) of birds in autumn 1988

Виды Species	Температура среды, Т °С, вечер—утро Т °С, evening— morning		Масса тела при посадке Evening body weight	Пределы ночных потерь Range of night losses	Средние ночные потери, г/ч $\bar{X} \pm SE$, g/hour
<i>C. svecica</i>	20—4	2	17.5; 17.6	0.06; 0.13	
<i>S. curruca</i>	20—5	3	13.3±1.1	0.09—0.10	0.093±0.001
<i>Ph. collybita</i>	19—5	10	7.6±0.2	0.03—0.07	0.053±0.004
<i>M. parva</i>	22—6	6	10.1±0.3	0.08—0.11	0.095±0.004
<i>P. bokharensis</i>	19—7	1	15.6	0.10	
<i>C. erythrinus</i>	24—3	1	23.9	0.19	

Таблица 12

Результаты повторных отловов некоторых видов птиц, окольцованных в 1988 и 1989 г.
The results of recaptures of some species of birds ringed in 1988 and 1989

Виды Species	Сезон Season	Год Year	Общее число окольцованных птиц N of captured birds	Число повторно пойманных N of recaptured birds	Доля пойманных повторно, % Percent of recaptured	Число птиц, пойманных менее чем через 1 сутки Number of recap- tures in day of first captures	Доля от всех повторно пойман- ных, % Percent in all recaptures
<i>A. dumetorum</i>	Весна	1988	241	21	8.7	18	85.7
	Весна	1989	570	13	2.2	4	30.8
<i>Ph. collybita</i>	Весна	1988	233	4	1.7	2	50.0
	Осень	1988	164	7	4.3	2	28.6
	Весна	1989	616	19	3.1	7	36.8
<i>S. curruca</i>	Весна	1988	71	3	4.2	3	100.0
	Осень	1988	100	10	10.0	4	40.0
	Весна	1989	279	12	4.3	6	50.0
	Осень	1989	105	3	2.9	1	33.3
<i>M. parva</i>	Весна	1988	129	8	6.2	6	75.0
	Осень	1988	127	9	7.1	2	22.2
<i>H. caligata</i>	Весна	1988	74	8	10.8	3	37.5

Данные обследования птиц при повторных отловах, весной 1988 г.
Recaptures of birds, netted in spring 1988

Первый отлов Captures			Повторные отловы Recaptures			Время между отловами, ч Hours between captures h_2-h_1	Изменение массы, г Change of body weight, g M_2-M_1
Дата date	час hour h_1	масса, г body weight, g M_1	дата date	час hour h_2	масса, г b. w., g M_2		
<i>Luscinia megarhynchos</i>							
23.4	8	21.9	23.4	10	22.1	2	+0.2
24.4	7	20.0	28.4	9	24.5	98	+4.5
24.4	7	21.5	26.4	7	23.9	48	+2.4
26.4	7	20.0	29.4	8	21.5	73	+1.5
26.4	11	19.6	26.4	13	19.3	2	-0.3
<i>Cyanosylvia svecica</i>							
22.4	13	11.9	26.4	9	12.7	92	+0.8
<i>Acrocephalus agricola</i>							
24.4	9	8.5	24.4	11	8.1	2	-0.4
28.4	10	8.5	28.4	13	8.3	3	-0.3
<i>Acrocephalus dumetorum</i>							
22.4	12	11.2	22.4	13	10.8	1	-0.4
22.4	12	11.8	23.4	7	11.0	19	-0.8
			29.4	8	11.7	164	-0.1
23.4	9	10.5	25.4	8	11.4	49	+0.9
23.4	11	10.5	26.4	8	10.8	69	+0.3
23.4	12	10.8	23.4	13	10.4	1	-0.4
23.4	13	11.0	23.4	136	10.0	3	-1.0
24.4	8	10.4	24.4	9	10.0	1	-0.4
25.4	7	11.8	25.4	9	11.8	2	0
25.4	13	10.7	25.4	14	10.4	1	-0.3
			25.4	17	10.4	3	0
26.4	11	11.0	26.4	13	11.4	2	-0.2
26.4	12	10.4	26.4	14	10.2	2	-0.2
26.4	12	11.3	26.4	14	11.0	2	-0.3
27.4	8	10.7	27.4	11	10.5	3	-0.2
27.4	9	11.3	27.4	11	11.2	3	-0.3
28.4	8	11.7	28.4	10	11.6	2	-0.1
28.4	11	10.5	28.4	13	10.3	2	-0.2
28.4	11	10.8	28.4	14	10.8	3	0
28.4	11	11.6	29.4	8	10.7	21	-0.9
29.4	11	12.0	29.4	16	11.8	5	-0.2
29.4	14	10.8	29.4	16	10.7	2	-0.1

Первый отлов Captures			Повторные отловы Recaptures			Время между отловами, ч Hours between captures h_2-h_1	Изменение массы, г Change of body weight, g M_2-M_1
Дата date	час hour h_1	масса, г body weight, g M_1	дата date	час hour h_2	масса, г b. w., g M_2		
<i>Hippolais caligata</i>							
22.4	7	9.0	23.4	17	8.6	34	—0.4
			27.4	14	8.6	127	—0.4
22.4	17	8.7	29.4	15	9.4	166	+0.7
23.4	10	7.5	25.4	10	8.0	48	+0.5
24.4	14	8.7	26.4	10	9.0	44	+0.3
25.4	17	8.4	25.4	19	8.4	2	0
27.4	8	9.5	28.4	17	10.3	34	+0.8
22.4	8	8.2	22.4	14	8.6	6	+0.4
29.4	12	8.9	29.4	15	9.4	3	+0.5
<i>Sylvia curruca</i>							
24.4	8	8.6	24.4	9	8.4	1	—0.2
25.4	8	10.7	25.4	10	10.5	2	—0.2
25.4	14	10.8	25.4	21	11.4	7	+0.6
<i>Sylvia mystacea</i>							
22.4	10	10.1	22.4	20	10.8	10	+0.7
22.4	17	11.7	22.4	20	12.0	3	+0.3
27.4	8	10.1	29.4	20	11.1	60	+1.1
<i>Phylloscopus collybita</i>							
22.4	7	18.2	28.4	18	7.6	155	—0.6
22.4	19	6.6	23.4	7	6.0	12	—0.6
22.4	20	6.3	27.4	20	6.8	96	+0.5
28.4	13	6.6	28.4	15	6.4	2	—0.2
<i>Muscicapa parva</i>							
23.4	9	8.4	23.4	11	8.3	2	—0.1
23.4	16	9.0	24.4	19	9.0	27	0
24.4	14	9.4	25.4	8	8.9	16	—0.5
24.4	15	8.2	29.4	8	8.8	233	+0.6
29.4	11	9.7	29.4	12	9.4	1	—0.3
29.4	11	10.8	29.4	16	10.2	3	—0.6
29.4	11	9.2	29.4	13	9.5	2	+0.3
29.4	14	9.3	29.4	20	9.5	6	+0.2
<i>Parus bokharensis</i>							
22.4	10	15.0	25.4	10	14.5	72	—0.5
22.4	10	14.8	25.4	10	14.5	72	—0.3

Первый отлов Captures			Повторные отловы Recaptures			Время между отловами, ч Hours between captures h_2-h_1	Изменение массы, г Change of body weight, g M_2-M_1
дата date	час hour h_1	масса, г body weight, g M_1	дата date	час hour h_2	масса, г b. w., g M_2		
22.4	10	12.7	22.4	16	14.1	6	+1.4
22.4	10	13.5	25.4	10	12.2	72	-1.3
22.4	12	16.6	29.4	15	14.9	195	-1.7
22.4	16	16.7	29.4	15	16.4	191	-0.3
23.4	9	12.3	25.4	10	12.2	49	-0.1
25.4	15	15.3	28.4	11	15.4	68	+0.1
<i>Saxicola caprata</i>							
22.4	7	14.4	27.4	21	14.0	134	-0.4
25.4	19	14.7	26.4	7	13.6	12	-1.1

Таблица 14

Данные обследования птиц при повторных отловах весной 1989 г.
Recaptures of birds, netted in spring 1989

Первый отлов			Повторные отловы			Время между отловами $h_2 - h_1$	Изме- нение массы, г $M_2 - M_1$
дата	час h_1	масса, г M_1	дата	час h_2	масса, г M_2		
<i>Acrocephalus palustris</i>							
2.5	13	11.4	5.5	12	11.5	71	+0.1
<i>Acrocephalus agricola</i>							
5.5	8	9.0	6.5	13	8.7	29	—0.3
<i>Acrocephalus dumetorum</i>							
24.4	8	10.0	7.5	7	10.7	311	+0.7
			9.5	9	11.4	362	+1.4
28.4	18	10.7	4.5	16	10.6	142	—0.1
6.5	15	10.1	9.5	11	10.5	68	+0.4
6.5	7	10.4	9.5	14	11.5	79	+1.1
7.5	7	10.8	10.5	7	11.4	72	+0.6
8.5	15	11.8	10.5	10	11.4	43	—0.4
12.5	16	11.4	16.5	9	11.6	89	+0.2
12.5	8	10.9	18.5	8	12.3	144	+1.4
13.5	19	11.3	20.5	21	12.2	170	+0.9
15.5	21	11.6	16.5	9	10.8	12	—0.8

Первый отлов			Повторные отловы			Время между отловами h_2-h_1	Изменение массы, г M_2-M_1
дата	час h_1	масса, г M_1	дата	час h_2	масса, г M_2		
17.5	14	9.7	18.5	9	10.1	19	+0.4
18.5	14	11.6	19.5	7	10.2	15	-1.4
19.5	12	11.9	20.5	9	11.2	21	-0.7
<i>Sylvia curruca</i>							
23.4	11	11.1	24.4	8	11.4	21	+0.3
28.4	11	10.0	1.5	8	9.2	237	-0.8
2.5	18	11.3	3.5	10	10.7	16	-0.6
4.5	20	12.5	6.5	10	12.2	38	-0.3
12.5	12	10.6	24.5	15	13.5	291	+2.9
11.5	9	10.8	12.5	13	11.8	28	+1.0
12.5	9	10.3	13.5	9	10.2	24	-0.1
13.5	9	8.9	14.5	15	9.5	30	+0.6
15.5	19	10.6	16.5	9	10.0	14	-0.6
15.5	8	11.6	16.5	21	12.8	37	+1.2
16.5	12	11.3	17.5	8	10.7	20	-0.6
20.5	16	12.5	21.5	8	12.0	16	-0.5
<i>Phylloscopus collybita</i>							
25.4	20	6.6	26.4	20	6.4	24	-0.2
28.4	12	7.2	29.4	8	6.4	28	-0.8
28.4	20	6.9	29.4	8	6.3	12	-0.6
29.4	9	6.9	2.5	20	6.9	83	0
2.5	19	6.9	3.5	7	6.7	12	-0.2
25.4	15	6.4	4.5	20	7.1	221	+0.7
27.4	7	7.4	4.5	20	8.1	181	+0.7
28.4	9	5.9	4.5	7	6.2	142	+0.3
29.4	20	7.2	4.5	17	6.7	117	-0.5
1.5	7	6.9	4.5	20	7.3	85	+0.4
26.4	9	6.9	5.5	20	7.9	227	+1.0
27.4	11	5.7	5.5	20	7.1	201	+1.4
4.5	20	6.9	5.5	20	6.8	24	-0.1
5.5	20	7.4	6.5	7	6.3	11	-1.1
5.5	21	7.1	6.5	20	6.6	23	-0.4
2.5	19	6.9	8.5	20	7.8	145	+0.9
5.5	7	6.4	18.5	20	7.1	325	+0.7
10.5	21	7.6	11.5	8	6.9	11	-0.7
18.5	20	8.0	22.5	20	7.9	120	-0.1
<i>Phylloscopus trochiloides</i>							
23.4	12	7.2	24.5	7	7.1	19	-0.1
13.5	21	7.0	16.5	17	7.7	68	+0.7
17.5	17	7.5	19.5	18	8.2	47	+0.7

Первый отлов			Повторные отловы			Время между отловами h_2-h_1	Изменение массы, г M_2-M_1
дата	час h_1	масса, г M_1	дата	час h_2	масса, г M_2		
<i>Phylloscopus trochilus</i>							
7.5	20	7.6	12.5	20	8.2	120	+0.6
<i>Cyanosylvia svecica</i>							
2.5	11	14.5	4.5	16	15.2	53	+0.7

Таблица 15

Данные обследования птиц при повторных отловах осенью 1988 г.

Recaptures of birds, netted in autumn 1988

Первый отлов			Повторные отловы			Время между отловами h_2-h_1	Изменение массы, г M_2-M_1
дата	час h_1	масса, г M_1	дата	час h_2	масса, г M_2		
<i>Sylvia curruca</i>							
27.9	10	11.4	3.10	17	14.1	151	+2.7
27.9	15	10.6	28.9	18	11.3	27	+0.7
			2.10	15	11.4	93	+0.8
29.9	12	10.6	30.9	11	10.5	23	-0.1
29.9	18	11.7	6.10	18	11.7	144	0
30.9	16	11.2	11.10	15	13.5	263	+2.3
5.10	7	9.7	9.10	7	10.1	96	+0.4
7.10	10	10.4	9.10	7	10.5	45	+0.1
			9.10	12	10.7	50	+0.3
10.10	17	10.6	13.10	15	11.2	72	+0.6
11.10	9	10.4	11.10	11	10.0	2	-0.4
14.10	15	9.1	15.10	7	9.8	16	+0.1
<i>Phylloscopus collybita</i>							
29.9	8	7.4	29.9	18	7.4	10	0
28.9	13	6.4	15.10	16	8.6	411	+2.2
2.10	17	7.0	4.10	7	6.2	38	-0.8
4.10	13	6.2	6.10	19	6.6	54	+0.4
5.10	14	6.0	6.10	7	5.7	17	-0.3
6.10	7	7.4	7.10	19	7.9	36	+0.5
9.10	8	6.3	14.10	17	6.9	130	+0.6
<i>Muscicapa parva</i>							
27.9	10	10.1	27.10	17	10.4	7	+0.3
28.9	7	9.0	4.10	12	10.6	144	+1.6
30.9	13	8.7	5.10	7	8.4	114	-0.3

Первый отлов			Повторные отловы			Время между отловами h_2-h_1	Изменение массы, г M_2-M_1
дата	час h_1	масса, г M_1	дата	час h_2	масса, г M_2		
1.10	17	9.4	3.10	19	9.5	50	+0.1
3.10	7	9.6	8.10	10	10.6	123	+1.0
3.10	8	8.9	11.10	18	10.5	202	+1.6
3.10	8	10.3	7.10	15	10.4	102	+0.1
4.10	7	9.9	5.10	6	9.4	23	-0.5
11.10	14	9.4	15.10	16	9.4	122	0
			15.10	18	9.6	124	+0.2
<i>Parus bokharensis</i>							
22.4	12	16.6	28.9	9	14.9		-1.7
			29.9	9	14.8	24	-0.1
3.10	15	14.6	11.10	12	15.1	189	+0.5

Таблица 16

Данные обследования птиц при повторных отловах осенью 1989 г.
Recaptures of birds, netted in autumn 1989

Первый отлов			Повторные отловы			Время между отловами h_2-h_1	Изменение массы, г M_2-M_1
дата	час h_1	масса, г M_1	дата	час h_2	масса, г M_2		
<i>Cyanosylvia svecica</i>							
30.9	13	15.2	1.10	7	14.5	19	—0.7
<i>Acrocephalus dumetorum</i>							
30.8	13	11.5	31.8	21	12.3	32	+0.8
28.9	7	11.8	30.9	7	11.6	48	—0.2
			1.10	9	12.0	73	+0.2
<i>Sylvia curruca</i>							
30.8	20	11.5	3.9	18	13.7	70	+2.2
1.9	20	11.2	2.9	7	9.9	11	—1.3
30.9	6	10.4	8.10	12	14.0	198	+3.6
<i>Phylloscopus collybita</i>							
1.10	7	6.2	15.10	18	9.7	371	+3.5

Таблица 17

Зависимость между массой тела (х, г) и длительностью задержки (у, ч) у некоторых видов воробьиных птиц
The relation between body weight (х, gr) and duration of the stopping (у, hours) in some species of birds

Species	Сезон Season	Год Year	Число птиц n	$\bar{x} \pm SE$	$\bar{y} \pm SE$		Уравнение регрессии Equation of regression
<i>A. dumetorum</i>	Весна	1988	21	11.05 ± 0.11	9.3 ± 3.8	-0.20	$y = 87.18 - 7.05x$
	Весна	1989	12	11.04 ± 0.18	97.2 ± 23.5	-0.62	$y = 996.33 - 81.43x$
<i>Ph. collybita</i>	Осень	1988	7	6.67 ± 0.20	99.4 ± 50.0	-0.30	$y = 588.88 - 73.37x$
	Весна	1989	19	7.54 ± 0.17	104.8 ± 20.8	-0.32	$y = 174.09 - 10.51x$
<i>H. caligata</i>	Весна	1988	8	8.61 ± 0.20	42.1 ± 17.6	0.03	$y = 3.53x + 20.37$
<i>S. curruca</i>	Весна	1989	12	10.96 ± 0.28	64.3 ± 26.5	-0.28	$y = 351.79 - 26.23x$
<i>M. parva</i>	Весна	1988	8	9.24 ± 0.26	36.2 ± 26.5	-0.54	$y = 531.73 - 53.64x$
	Осень	1988	9	9.48 ± 0.17	98.8 ± 19.5	-0.64	$y = 778.78 - 71.75x$

Примечание r — коэффициент корреляции.
r: coefficient of correlation

Масса тела птиц разных баллов жирности, отловленных в 1988 и 1989 гг.
The body weight of birds with different fattening rates captured in 1988 and 1989

Виды Species	Годы Year	Баллы жира									
		весна — Spring					осень — Autumn				
		«нет» «no»	«мало» «little»	«средне» «mean»	«много» «much»	«нет» «no»	«мало» «little»	«средне» «mean»	«много» «much»		
<i>A. dumetorum</i>	1988	10.7±0.1	11.0±0.1	11.6±0.1	12.5±0.1						
	1989	10.7±0.1	11.4±0.1	12.2±0.1	13.3±0.3						
<i>S. curruca</i>	1988	10.4±0.1	10.9±0.1	11.4±0.3	13.2±0.4	10.3±0.2	10.5±0.1	11.1±0.1	12.4±0.2		
	1989	10.4±0.1	11.0±0.1	11.7±0.1	12.7±0.2	10.0±±0.2	10.4±0.1	11.3±0.2	11.7±0.2		
<i>M. parva</i>	1988	8.6±0.1	9.3±0.1	10.0±0.1	10.8±0.6	9.1±0.1	9.5±0.1	10.3±0.1	1170>071		
	1989	8.9±0.1	9.7±0.1	10.2±0.3	11,2*	8,8±0.1	9.5±0.2	10.2±0.1	10.2±0.4		
<i>Ph. collybita</i>	1988	6.2±0.1	6.5±0.1	7.4±0.1	7.8±0.1	6,4>0,2	677>071	7.2±0.1	7.8±0.1		
	1989	6.3±0.1	6.7±0.1	7.3±0.1	7.8±0.1	6.4±0.1	6.7±0.1	7.1±0.1	7.6±0.2		
<i>Ph. trochiloides</i>	1988	6.9±0.1	7.5±0.1	7.9±0.1	8.4±0.1						
	1989	7.2±0.1	7.7±0.1	8.0±0.2							

* Поймана только 1 птица с баллом жирности «.

Изменение массы тела 3 видов птиц в течение дня с учетом длины крыла
Diurnal changes of body weight in 3 species of every wing length

Длина крыла, мм Wing length, mm	Утро 7—9 ч $M_1 \pm SE$, г Morning		Вечер 18—21 ч $M_2 \pm SE$, г Evening		Изменение массы тела $M_2 - M_1$ Gain of body weight, $M_2 - M_1$, g	$\frac{M_2 - M_1}{M_1} \%$ B. w. gain, %
	n	$M_1 \pm SE$, g	n	$M_2 \pm SE$, g		
<i>Acrocephalus dumetorum</i>						
61	15	10.14 ± 0.10	9	11.38 ± 0.31	1.24	12.2
62	26	10.30 ± 0.07	12	11.35 ± 0.19	1.05	10.2
63	34	10.50 ± 0.11	13	11.58 ± 0.24	1.08	10.3
64	24	10.50 ± 0.11	4	11.25 ± 0.25	0.75	7.1
65	11	10.75 ± 0.12	8	11.61 ± 0.25	0.86	8.0
<i>Sylvia curruca</i>						
62	3	9.87 ± 0.66	10	10.98 ± 0.23	1.11	11.2
63	5	9.98 ± 0.17	6	10.85 ± 0.32	0.87	8.7
64	8	9.95 ± 0.26	9	11.14 ± 0.14	1.19	11.9
65	9	10.28 ± 0.22	10	11.08 ± 0.20	0.80	7.9
66	12	10.45 ± 0.19	6	11.42 ± 0.41	0.97	9.3
<i>Phylloscopus collybita</i>						
53—54	12	6.03 ± 0.14	14	6.89 ± 0.13	0.86	14.2
55	12	6.13 ± 0.10	34	7.08 ± 0.09	0.95	15.5
56	23	6.11 ± 0.07	51	7.18 ± 0.09	1.07	17.5
57	45	6.40 ± 0.05	56	7.23 ± 0.07	0.83	13.0
58	19	6.56 ± 0.07	33	7.15 ± 0.06	0.59	9.0
59—60	15	6.77 ± 0.12	12	7.59 ± 0.20	0.82	12.1

Сопоставление визуальных оценок жирности (χ^2) некоторых видов птиц, пойманных весной и осенью 1988 и 1989 гг.

Comparison of fat classes (χ^2) in birds netted in spring and autumn 1988 and 1989

Виды Species	1988—1989 весна/весна spring/spring		1988—1989 осень/осень autumn/autumn		1988 весна/осень spr./aut.		1989 весна/осень spr./aut.	
	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p
<i>L. megarhynchos</i>	16.7		7.3	S	0.2	NS		
<i>C. svecica</i>			3.3	NS			0.9	NS
<i>A. dumetorum</i>	192.0	S						
<i>S. curruca</i>	36.8	S	22.1	S	33.1	S	65.0	S
<i>Ph. collybita</i>	29.7	S	29.1	S	14.6	S	0.4	NS
<i>Ph. trochiloides</i>	80.5	S						
<i>M. parva</i>	4.7	NS	16.2	S	17.7	S	7.0	
<i>C. erythrinus</i>	4.3	NS			0.9	NS		

Таблица 21

Изменение массы тела ($\bar{X} \pm SE$, г) в течение дня у *Ph. collybita* с учетом длины крыла и жирности (1989 г.)

Diurnal changes of body weight in *Ph. collybita* of every wing length and fat classes (1989)

Длина крыла, мм Wing length, mm	Утро (7—9 ч) 1. жир «нет» 2. жир «мало» +нет» fat «not»	Вечер (18—21 ч) баллы жирности		
		«мало» (%)* «little» (%)	«средне» Fat classes «mean»	«много» «much»
55	6.13±0.10	6.77±0.15	6.91±0.09	7.44±0.13
	6.20±0.08	(10.4) (9.2)	(12.7) (11.4)	(21.3) (20.0)
56	6.04±0.07	6.73±0.12	7.11±0.06	7.50±0.14
	6.11±0.07	(11.4) (10.1)	(17.7) (16.4)	(24.2) (22.7)
57	6.29±0.06	6.73±0.07	7.12±0.06	7.77±0.11
	6.40±0.05	(7.0) (5.1)	(13.2) (11.2)	(23.5) (21.4)
58	6.45±0.07	6.77±0.11	7.18±0.08	7.54±0.16
	6.56±0.07	(5.0) (3.2)	(11.3) (9.5)	(16.9) (14.9)
59—60	6.63±0.11	6.73±0.05	7.72±0.24	8.13±0.37
	6.77±0.12	(1.5) (—)	(16.4) (14.0)	(22.6) (20.1)
Средний %		6.9±1.2	13.4±0.8	20.8±0.9

* В скобках прирост массы тела от утра к вечеру; первое значение по отношению к массе тела птиц с жирностью «нет», второе значение по отношению к массе тела птиц с жирностью «нет+мало».

In brackets diurnal gain of body weight, %

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. Справочник.— М., 1976. 189 с.
- Виноградова Н. В., Люлеева Д. С., Паевский В. А., Попов Е. А., Шумаков М. Е. Масса тела и энергетическое состояние мигрирующих осенью птиц перед пересечением Памирского нагорья // Энергетические ресурсы птиц, перелетающих аридные и горные пространства Средней Азии и Казахстана.— Л., 1985. С. 138—154 (Труды ЗИН АН СССР, т. 137).
- Дольник В. Р., Яблонкевич М. Л. Методы отлова и прижизненного обследования воробьиных птиц в пустынных и горных районах // Энергетические ресурсы птиц, перелетающих аридные и горные пространства Средней Азии и Казахстана.— Л., 1985. С. 7—12 (Труды ЗИН АН СССР, т. 137).
- Лакин Г. Ф. Биометрия.— М., 1973. 342 с.
- Поллард Д. Справочник по вычислительным методам статистики.— М., 1982. 344 с.
- Рустамов А. К. Птицы пустыни Каракум.— Ашхабад., 1954. 343 с.
- Яблонкевич М. Л. Весенний пролет мелких воробьиных птиц на острове Барсакельмес Аральского моря // Актуальные проблемы орнитологии.— М., 1986. С. 104—116.
- Яблонкевич М. Л., Бардин А. В., Большаков К. В., Попов Е. А., Шаповал А. П. Состояние мелких воробьиных птиц, пролетающих осенью через пустыни Средней Азии // Энергетические ресурсы птиц, перелетающих аридные и горные пространства Средней Азии и Казахстана.— Л., 1985. С. 79—97 (Труды ЗИН АН СССР, т. 137).
- Яблонкевич М. Л., Большаков К. В., Булюк В. Н., Елисеев Д. О., Ефремов В. Д., Шамурадов А. А. Масса тела и жирность птиц, пролетающих весной через пустыни Средней Азии // Энергетические ресурсы птиц, перелетающих аридные и горные пространства Средней Азии и Казахстана.— Л., 1985. С. 11—59 (Труды ЗИН АН СССР, т. 137).
- Яблонкевич М. Л., Шаповал А. П. Масса тела, энергетические резервы и поведение некоторых видов ночных мигрантов во время дневной остановки в период осеннего пролета на острове Барсакельмес Аральского моря // Исследование миграции птиц в аридных и горных районах Средней Азии и Казахстана.— Л., 1987. С. 13—48 (Труды ЗИН АН СССР, т. 173).
- Tiainen J., Hanski L. K. Wing shape variation of Finnish and Central European Willow Warblers, *Phylloscopus trochilus*, and Chiffchaffs, *Ph. collybita* // Ibis, 1985. Vol. 127 P 365—371.

Summary

M. L. Yablonkevich, N. V. Vinogradova, A. P. Shapoval and M. E. Shumakov
RESULTS OF FIELD EXAMINATION OF SOME PASSERINE SPECIES NETTED DURING SPRING AND AUTUMN IN MURGAB VALLEY (TURKMENISTAN)

Data were collected during the course of mist-netting at the same place in tugai habitats of Murgab valley during spring and autumn migration periods of 1988 and 1989. All results of field examination of birds (body weights, visual fattening rates, wing lengths) and its comparisons on seasons and between years are shown in Tables 1—10. The weight, fattening rate, weight increase through day-time, weight loss during night and duration of stay at the study plot are described in detail for *Acrocephalus dumetorum*, *Sylvia curruca* and *Phylloscopus collybita* (Tables 17—21, Fig. 1—16). Data suggested that tugai biotopes in valleys of Asian rivers are very necessary for the foraging and resting of migrating passerine birds. Some methodical aspects of field data estimation and reliability of its comparisons in birds which were taken during short-time netting are discussed.

СОДЕРЖАНИЕ

Памяти Льва Осиповича Белопольского	3
<i>Бардин А. В., Марковец М. Ю., Михайлов Д. В.</i> Перемещения болотных гаичек (<i>Parus palustris</i>) на Куршской косе по данным многолетних отловов рыбацкими ловушками	7
<i>Большаков К. В.</i> Вечерние перемещения и старт ночного миграционного полета у дрозда-рябинника (<i>Turdus pilaris</i>): предварительные результаты	18
<i>Дьяченко В. П.</i> Исследование суточного ритма секреции пролактина гипофизом зяблика (<i>Fringilla coelebs</i>) in vitro	43
<i>Лоскот В. М., Соколов Е. П.</i> Систематическое положение континентальных и островных пятнистых сверчков <i>Locustella lanceolata</i> (Temminck) (Sylviidae, Aves)	52
<i>Паевский В. А.</i> Популяционные параметры славки-завирушки (<i>Sylvia curruca</i>) и вопросы оценки выживаемости мелких птиц	73
Погорелов А. С. Бюджеты времени и энергии большого пестрого дятла (<i>Dendrocopos major</i>) зимой и ранней весной	84
<i>Шаповал А. П., Большаков К. В., Виноградова Н. В., Шумаков М. Е., Яблонкевич М. Л.</i> Масса тела, длина крыла и жирность у некоторых видов куликов во время сезонных перемещений в пустынных районах Средней Азии и Казахстана	95
<i>Шумаков М. Е., Виноградова Н. В.</i> Взаимоотношение астрономических и геомагнитных стимулов во время миграции у обыкновенной чечевицы (<i>Carpodacus erythrinus</i>)	106
<i>Яблонкевич М. Л., Виноградова Н. В., Шаповал А. П., Шумаков М. Е.</i> Результаты прижизненного обследования некоторых видов воробьиных птиц, пойманных весной и осенью в долине реки Мургаб (Туркмения)	117

CONTENTS

Obituary. Lev Osipovich Belopolsky	3
<i>Bardin A. V., Markovets M. Yu., Mikhaylov D. V.</i> Movements of marsh tits (<i>Parus palustris</i>) along the Courish Spit according to the records of permanent trapping	7
<i>Bolshakov K. V.</i> Evening movements and commencement of nocturnal migratory flight in the fieldfare (<i>Turdus pilaris</i>): preliminary results	18
<i>Dyachenko V. P.</i> Studies of the diurnal rhythm of prolactin secretion by chaffinch's (<i>Fringilla coelebs</i>) pituitary in vitro	43
<i>Loskot V. M., Sokolov E. P.</i> Taxonomy of continental and insular Lanceolated warblers <i>Locustella lanceolata</i> (Temminck) (Sylviidae, Aves)	52
<i>Payevsky V. A.</i> The population parameters of the lesser whitethroat (<i>Sylvia curruca</i>) and some aspects of the survival rate estimation in small birds by the capture-recapture data	73
Pogorelov A. S. Time and energy budgets of the great spotted woodpecker (<i>Dendrocopos major</i>) in winter and early spring	84
<i>Shapoval A. P., Bolshakov K. V., Vinogradova N. V., Shumakov M. E., Yablonkevich M. L.</i> Body weight, wing length and fatness in some	169

species of waders during seasonal movements in arid zones of Middle Asia and Kazakhstan	95
<i>Shumakov M. E., Vinogradova N. V.</i> Interrelations between astronomical and geomagnetic stimulæ during migration in scarlet grosbeak (<i>Carpodacus erythrinus</i>)	106
<i>Yablonkevich M. L., Vinogradova N. V., Shapoval A. P., Shumakov M. E.</i> Results of field examination of some species of passerine birds netted during spring and autumn in Murgab valley (Turkmenistan)	117

ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ ПОПУЛЯЦИЙ ПТИЦ

Труды Зоологического института РАН

Том 247

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института РАН
План 1992 г.

Редактор *Т. А. Асанович*
Художник *О. И. Малова*
Технический редактор *Г. С. Шаповалова*

Сдано в набор 27.04.92. Подписано к печати 24.05.93. Формат 60×90¹/₁₆. Печать
офсетная. Гарнитура литер. Бумага тип. Уч.-изд. л. 10.0. Печ. л. 10.75. Тираж
600 экз. Заказ 533. Цена договорная

Зоологический институт РАН, 119034, СПб. Университетская наб., 1
ПО-3. 191104, СПб., Литейный пр., 55